Aus dem Zoologischen Institut der Universität Halle

Zur Analyse der Rassenmerkmale der Axolotl

Inaugural-Dissertation

zur

Erlangung der Doktorwürde

der

Hohen Philosophischen Fakultät

der

Vereinigten Friedrichs-Universität Halle-Wittenberg

vorgelegt von

Fritz Pernitzsch
aus Delitzsch

Halle a. S.
1913

Aus dem Zoologischen Institut der Universität Halle

Zur Analyse der Rassenmerkmale der Axolotl

Inaugural-Dissertation

zur

Erlangung der Doktorwürde

der

Hohen Philosophischen Fakultät

der

Vereinigten Friedrichs-Universität Halle-Wittenberg

vorgelegt von

Fritz Pernitzsch
aus Delitzsch

ACAD. LUGD. BAT. BIBL.

Halle a. S.
1913

Referent: **Prof. Dr. Haecker**

Meinen lieben Eltern.

heiten struktureller Art handeln, nicht aber um solche rein chemischer Art, wie solche von Cuénot, Bateson, Plate und anderen angenommen werden; denn die chemische Methode der Zellforschung ist viel zu wenig ausgebildet, als dass es möglich wäre, die Unterschiede in der chemischen Zusammensetzung des Eiplasmas naheverwandter Rassen einer Art festzustellen.

Man muss zugeben, dass diese Einseitigkeit ein grosser Mangel der angegebenen Untersuchungsweise ist, und er macht es verständlich, dass bisher noch niemand diesen Weg der Forschung betreten hat. Wenn aber auch das letzte Ziel, die vollständige Kenntnis vom Wesen der Faktoren, vorläufig nicht erreichbar ist, kann uns unser Weg diesem Ziele immerhin beträchtlich nähern. An einem Beispiel will ich zeigen, welche Aussichten er uns bietet.

Wie Haecker in seiner Allgemeinen Vererbungslehre (1912, S. 231) mitteilt, verhält sich bei einigen Tieren (Mäuse, Ratten und Hunde) die Scheckzeichnung rezessiv gegenüber gleichmässiger Färbung; die betreffenden Autoren nehmen daher einen Uniformitätsfaktor an, der Einfarbigkeit bewirkt, bei dessen Fehlen Scheckzeichnung auftritt. Die gescheckten Tiere werden nun in vielen Fällen, nämlich wenn sie neben gefärbten auch weisse, farblose Hautpartien aufweisen, nicht nur durch die Verteilung des Pigments, sondern auch durch die Pigmentmenge von den einfarbigen unterschieden sein. Hier muss man sich fragen, ob die Schecken weniger pigmentproduzierende Zellen (Pigmentbildner) hervorbringen, die letzteren aber denen der Einfarbigen gleichen, oder ob die Schecken in der Zahl ihrer Pigmentbildner mit den Einfarbigen übereinstimmen und der Unterschied dadurch zustande kommt, dass die Pigmentbildner erstens anders verteilt sind auf die einzelnen Hautpartien und zweitens kleiner sind oder weniger Pigmentkörner produzieren als bei den Einfarbigen. Sicherlich sind noch mehr Fälle denkbar; ich greife nur zwei extreme Fälle zur Erläuterung heraus. Ähnlich verhält es sich mit dem Faktor D, der bei Mäusen Dichtigkeit des Pigments bewirkt (Plate 1910, S. 548).

Die Wichtigkeit der Fragen wird man leicht einsehen, wenn man bedenkt, dass es von ihrer Lösung abhängt, ob wir annehmen müssen, dass 1. der unterscheidende Erbfaktor rein chemisch-physiologisch wirksam ist, indem er die Pigmentsekretion innerhalb der Zellen beeinflusst, oder 2. dass er zellwachstumsphysiologischer

Art ist, indem er Wachstum und Teilung der Pigmentbildner beeinflusst, oder 3. dass er beide Fähigkeiten in sich vereinigt.

Bei allen derartigen Untersuchungen wird es fernerhin wünschenswert sein, festzustellen, ob sich der Unterschied zwischen den betreffenden Rassen im Verlauf der Ontogenese ändert oder nicht. Bleiben wir bei dem obigen Beispiel, den durch die Intensität der Färbung verschiedenen Tieren, und nehmen an, dass der Unterschied zellwachstumsphysiologischer Art sei, dann sind zwei Fälle denkbar: entweder gehen Wachstum und Teilung der Pigmentbildner von Anfang an bei beiden Rassen verschieden schnell vor sich, oder die Pigmentbildner wachsen und teilen sich anfangs bei beiden Rassen gleich schnell, und erst in einem bestimmten Alter treten Unterschiede auf.

Im folgenden werde ich eigene Untersuchungen schildern, die ich auf Grund der hier mitgeteilten Überlegungen an schwarzen und hellen Axolotln begonnen habe, welche sich in bezug auf die Färbung nach den bisherigen Untersuchungen durch ein Paar antagonistischer, mendelnder Merkmale unterscheiden, Schwarzfärbung und (partieller) Albinismus (siehe Haecker, Zool. Anz., 31, 1907). Meine vollständige Aufgabe wäre gewesen, die Unterschiede zwischen den beiden Rassen im ausgebildeten Zustand zu untersuchen und in der Entwicklung rückwärts zu verfolgen. Da die zur Lösung der ganzen Aufgabe nötigen Arbeiten jedoch zu viel Zeit beansprucht hätten, konnte ich vorläufig nur einen kleinen Teil davon durchführen. Ich habe mich in der Hauptsache auf die frisch ausgeschlüpften Larven beschränkt. Auch musste ich die Frage, ob zwischen heterozygoten und homozygoten schwarzen Larven Unterschiede vorhanden sind, beiseite lassen, besonders weil mir Larven, die durch ihre Abstammung sicher homozygot sein mussten, nicht zur Verfügung standen.

Schwarze und helle Larven kann man beim Ausschlüpfen schon gut unterscheiden; darum ist es offenbar gleichgültig, ob man die Untersuchungen in diesem Stadium beginnt und bis zu den ausgewachsenen Tieren fortführt, oder umgekehrt. Nur in den früheren Altersstufen, solange man die beiden Rassen äusserlich nicht erkennen kann, ist es besser, die Entstehung der Unterschiede von den ausgeschlüpften Larven aus rückwärts zu verfolgen, damit man die Verschiedenheiten der jüngeren Stadien im sicheren Zusammenhang mit denen der bekannten älteren richtig deuten

kann. Ich habe darum meine Untersuchungen bei ausgeschlüpften Larven begonnen, da mir diese in grosser Zahl zu Gebote standen.

Um den Plan der Arbeit darlegen zu können, will ich zuvor erörtern, auf welche verschiedene Weise man sich den Färbungsunterschied entstanden denken kann. Dazu ist es nötig, einige Angaben über die Art der Pigmentierung bei den Axolotln vorauszuschicken.

Abgesehen von den Fällen, wo Färbung bei Tieren durch die Struktur bestimmter Zellen bewirkt wird (z. B. Vogelfedern), kann solche bekanntlich durch gelöste oder durch feste Farbstoffe hervorgerufen werden. Dieselben liegen bald in beliebigen Zellen, bald in besonderen Farbzellen, den Chromatophoren.

Bei den Axolotllarven kommen Farbstoffe in gelöstem Zustande nicht vor. Vielmehr sind, wenn man von den erst bei älteren ca. 18 mm langen Larven auftretenden Leukophoren absieht, das Melanin und ein gelbes Lipochrom, die einzigen vorhandenen Pigmente, in geformtem Zustand da, nämlich in Gestalt von Körnchen bezw. Tröpfchen[1]), welche in besonderen Zellen, den Melanophoren bezw. Xanthophoren, aufgespeichert sind. Diese gehören dem Bindegewebe an und sind am zahlreichsten unter der Coriumanlage (vgl. S. 175, Anmerkung 1); Melanophoren kommen auch in der Epidermis vor.

Während das gelbe Lipochrom auf die Xantophoren beschränkt ist, finden sich Melaninkörnchen ausser in den Melanophoren regelmässig in den Xanthophoren und Epidermiszellen vor. Auch viele Bindegewebszellen beherbergen Häufchen von Melaninkörnchen (vgl. Schuberg 1903, S. 264).

Abgesehen von einigen sehr pigmentreichen Epidermiszellen, deren Natur fraglich ist und von denen Schapitz (1912, S. 57) vermutet, dass sie in Bildung begriffene epidermale Pigmentzellen seien, sind die Melaninkörnchen in den Epidermiszellen sowohl wie in den Bindegewebszellen so spärlich, dass sie auf das Aussehen der Larven keinen nennenswerten Einfluss haben (vgl. Anmerkung 1, S. 157). Für dieses sind nur die Melanophoren (epidermale und im Bindegewebe gelegene) und Xanthophoren von Bedeutung. Darum ist es freilich nicht ausgeschlossen, dass auch in

[1]) Gaupp (Die Anatomie des Frosches, 3. Teil, S. 498) gibt vom Frosch an, das Melanin bilde „Körner“ und das gelbe Lipochrom finde sich in Form von „Tropfen“.

bezug auf das in den Epidermis- und Bindegewebszellen enthaltene Pigment Rassenverschiedenheiten bestehen; aber bestimmt zu erwarten sind solche Unterschiede nur bei den Pigmentzellen. Da die hier etwa vorhandenen Verschiedenheiten auch die wichtigeren sein werden, habe ich das Hauptaugenmerk auf sie gerichtet.

Fragen wir nunmehr nach dem Zustandekommen der Rassenunterschiede, so kann der verschiedene Pigmentgehalt bei schwarzen und hellen Larven beruhen auf: Verschiedenheit in der Fähigkeit der Pigmentzellen, Pigment zu bilden, Verschiedenheit in deren Zahl oder in deren Grösse. Die Abweichung im Aussehen der Larven kann ausserdem teilweise durch verschiedene Reizbarkeit der Pigmentzellen bedingt sein.

Wenn wir von der letzteren Möglichkeit absehen, sind von der grossen Zahl der denkbaren Fälle drei wesentlich verschiedene als hauptsächlichste zu nennen. Es ist denkbar, dass beide Rassen die gleiche Anzahl von Pigmentzellen enthalten, dass aber bei denen der hellen Larven die Fähigkeit zur Pigmentabscheidung zum Teil geringer ausgebildet, zum Teil verloren gegangen ist. Zweitens ist es möglich, dass die Pigmentzellen der beiden Rassen in Grösse und Pigmentbildungsfähigkeit übereinstimmen und nur durch ihre Zahl verschieden sind. Schliesslich kann man sich denken, dass der Rassenunterschied auf Grössenverschiedenheit der Pigmentzellen beruht, während die Gesamtanzahl derselben innerhalb der ganzen Larve bei Schwarzen und Hellen dieselbe ist; dann müssen die kleineren, aber gleich zahlreichen Pigmentzellen der hellen Larven in dichterer Lage angeordnet sein.

Die Zahl der möglichen Fälle ist natürlich viel grösser. Vor allem kann der Unterschied verwickelter sein als in den eben genannten Fällen, dadurch dass mehrere Verschiedenheiten zusammenwirken, oder dass diese die Melanophoren und Xanthophoren in verschiedenem Maße betreffen. Es ist z. B. denkbar, dass die Zahl der Melanophoren bei hellen Larven geringer ist, die der Xanthophoren aber ebenso gross wie bei den schwarzen. Die Untersuchungen müssen darum das Zahlenverhältnis zwischen Melanophoren und Xanthophoren mitberücksichtigen.

Welcher Art nun der Unterschied sein mag, um ihn kennen zu lernen, wird es genügen, die Pigmentzellen beider Rassen nach den vier genannten Eigenschaften (Pigmentbildungsfähigkeit, Zahl, Grösse und Reizbarkeit) zu vergleichen.

Ich werde im ersten Kapitel das Aussehen der erwachsenen Axolotl, im zweiten Kapitel das frisch ausgeschlüpfter Larven darstellen. Es folgt im dritten Kapitel eine Beschreibung der Pigmentzellen. In diesem Kapitel finden sich auch Angaben über mögliche Verschiedenheit der Reizbarkeit der Pigmentzellen beider Rassen; diese lassen sich, wie man erkennen wird, nicht von der Beschreibung derselben trennen. Danach teile ich die Untersuchungen mit, welche die Pigmentbildungsfähigkeit der Pigmentzellen, viertes Kapitel, ihre Zahl, fünftes Kapitel, und ihre Grösse, sechstes Kapitel, betreffen.

Herrn Prof. Dr. Haecker, der diese Arbeit veranlasst hat, spreche ich für seine Hilfe und für das zur Verfügung gestellte Material meinen herzlichsten Dank aus. Auch Herrn Prof. Dr. Brüel bin ich für wertvolle Ratschläge zu grossem Danke verpflichtet.

Methode.

Zur Konservierung der Larven benutzte ich Zenkers Gemisch, in dem ich dieselben anfangs 24 Stunden, später nur 2 Stunden liess. Ausgewaschen wurde mit destilliertem Wasser, jeweils ebensolange, als fixiert worden war. Danach entwässerte ich mit Alkohol 60%, 70% mit Jodjodkali, 80%, 90%, 96% und Alk. abs. Eingebettet habe ich mit Chloroform oder Xylol in Paraffin. Vielfach habe ich mit Zenker-Formol fixiert, d. i. Zenkers Gemisch, welches statt Eisessig die gleiche Menge Formol enthielt. Die Anwendung war die gleiche wie oben. Gefärbt wurden die Schnitte meist mit Dahlia, nach der von Schuberg (1903) angegebenen Methode. Diese Färbung gelingt bei solchem Material, das lange in Zenkers Gemisch fixiert worden ist oder das lange Zeit in Alkohol aufbewahrt worden ist, nur schwer. Aus diesem Grunde habe ich zuletzt nur 2 Stunden fixiert.

Die Zeichnungen habe ich selbst hergestellt, mit Ausnahme der Tafelabbildungen 1—6, welche Frl. M. H. Mülberger gemalt hat und die mir Herr Prof. Dr. Haecker in liebenswürdiger Weise zur Verfügung gestellt hat.

I. Kapitel. Das Aussehen der erwachsenen Axolotl.

Die Angehörigen der schwarzen Rasse von Amblystoma tigrinum sind am ganzen Körper dunkelschokoladebraun bis tiefschwarz

gefärbt; dabei lassen sich bald auf einem etwas helleren, grauen oder braungrauen, Grunde dunkelschwarze Flecke, die schon Schuberg (1903, S. 262) erwähnt hat, gut erkennen, bald sind diese so undeutlich, dass die Haut gleichmässig gefärbt erscheint. Der Bauch ist meist heller als der übrige Körper und sieht gewöhnlich hellgrau aus.

Von den schwarzen oder dominierenden Axolotln unterscheide ich helle oder rezessive; unter dem Namen „Helle" fasse ich die extrem akromelanistischen, rotäugigen, oder kurz gesagt „weissen" einerseits und die Schecken andererseits zusammen (vgl. Haecker, Z. Ind. Abst. Vererb., 1912).

Die weissen Axolotl haben infolge mangelnden Farbstoffes ein licht fleischfarbiges Aussehen (Haecker, 1908). Ganz frei von Pigment sind sie freilich nie. Die Kopfoberseite ist in allen Fällen teilweise grau bestäubt; die Spitzen der Zehen sind gewöhnlich tiefschwarz gefärbt.

Neben diesen sogenannten weissen Tieren kommen gescheckte Axolotl vor, die Haecker 1908 (S. 200, Fig. 2) beschrieben und abgebildet hat. Bei ihnen dehnt sich die graue Bestäubung über den ganzen Kopf und den Rücken aus. Ausser der leichten Bestäubung können stark dunkle Flecken auftreten, die bei manchen Tieren metamer angeordnet sind.

Näher gehe ich auf das Aussehen der erwachsenen Axolotl nicht ein, da die vorliegenden Untersuchungen nur Larven betreffen, deren Zeichnung ich im folgenden Abschnitt beschreibe.

II. Kapitel. Die Zeichnung frisch ausgeschlüpfter Larven.

Die einzigen bisherigen Angaben über die Zeichnung von Axolotllarven hat Haecker (Zool. Anz. 31, 1907) gemacht. Er hat jedoch keine genaue Beschreibung gegeben, da es ihm nur darauf ankam, zu zeigen, dass man die schwarzen und weissen Larven gut unterscheiden kann.

Weil es möglich ist, dass sich heterozygote und homozygote schwarze Larven hinsichtlich ihrer Zeichnung unterscheiden, bemerke ich, dass die folgenden Angaben schwarze Larven im allgemeinen, ohne Rücksicht auf die Erbformel betreffen. Ein Teil der zur Untersuchung benutzten Larven war sicher hetero-

zygot. Von den übrigen war es unbekannt, ob sie heterozygot oder homozygot waren.

Frisch ausgeschlüpfte schwarze Larven, 11 bis 13 mm lang, sind ausser an der völlig pigmentlosen Bauchseite überall durch schwarze und gelbe Pigmentzellen gefärbt, am Kopf und Rumpf am stärksten. Im Schwanz nimmt die Zahl der Pigmentzellen nach dem Rand zu allmählich ab, und zwar enthält der ventrale Schwanzsaum weniger Pigment als der dorsale. Kopf und Rumpf zeigen einen hellgelben, manchmal schmutziggelben Grundton, den eine fast lückenlose Schicht von Xanthophoren verursacht, die unter der Coriumanlage liegt und nur durch die dazwischen liegenden Melanophoren unterbrochen wird.

Am Kopf sind die zahlreichen schwarzen Pigmentzellen (= Melanophoren) regellos über die gelbe Grundfläche zerstreut; jedoch gibt es einige Stellen, die sich oft durch besonderen

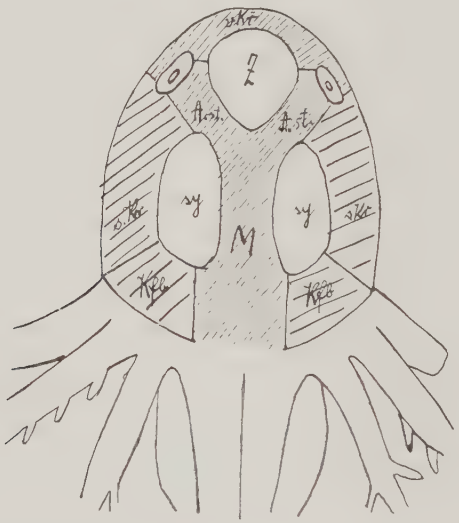

Fig. 1. Schema der Kopfzeichnung bei schwarzen Larven.

Reichtum an schwarzem Pigment auszeichnen. So liegen bei manchen Tieren (Schema Textfig. 1) die Pigmentzellen am seitlichen Kopfrand (sKr) und an der Basis der Kiemenfähnchen (Kfb) so dicht, dass sie zu grösseren Pigmentstreifen zusammenfliessen (st, Textfig. 2). Schon weniger dicht liegen sie gewöhnlich in der Mitte des Kopfes hinter der Augengegend (M) und am vorderen

Kopfrand (vKr), während die Fläche zwischen den Augen (Z) und zwei symmetrische Flecke hinter denselben (sy) ganz frei von schwarzen Pigmentzellen sein können.[1]) In diesem Falle scheinen von der Mitte des Kopfes zwei deutliche Pigmentstreifen (A. st.) nach den Augen hinzuführen.[2]) Die eben geschilderte Pigmentver-

Fig. 2.

Kopfzeichnung einer frisch ausgeschlüpften schwarzen Larve. Nur die Verteilung des schwarzen, nicht des gelben Pigments wurde angegeben.

teilung ist zwar sehr häufig, bildet aber keineswegs die Regel; es gibt ebensowohl Larven, bei denen die Pigmentzellen ohne

[1]) Die Epidermiszellen enthalten alle mehr oder weniger Melaninkörnchen; diese kommen für die Zeichnung jedoch nicht in Betracht, trüben vielmehr nur den gelben Grundton.

[2]) Zuweilen werden solche Streifen durch das durchscheinende Gehirn vorgetäuscht.

Ordnung über den Kopf verteilt sind, während von diesen zahlreiche Übergänge zu solchen hinführen, deren Zeichnung dem Schema fast gleicht (Textfig. 2).

Die Kiemen sind schwach gelb gefärbt und haben einige schwarze Flecken.

Am Rumpf sind die schwarzen Pigmentzellen in vier (selten fünf oder sechs) Querbändern jederseits angeordnet, so dass eine Zeichnung entsteht, welche an die des Barsches erinnert (Taf. XI, Abb. 1, 2). Diese Bänderung ist fast immer vorhanden; es kommt jedoch vor, dass die schwarzen Bänder sehr breit sind und dazwischen das gelbe Pigment weniger hervortritt als sonst (Abb. 3). Nur selten ist diese regelmässige Zeichnung am Rumpf fast ganz verwischt. Die Bänderung reicht bis in die Aftergegend.

Dahinter liegen schwarze und gelbe Pigmentzellen ungeordnet nebeneinander. Dass auf den Abb. 1 und 3 die gelben Zellen im Schwanzsaum fehlen, kommt daher, dass sie hier infolge der Durchsichtigkeit des Saumes schwerer zu sehen sind als die schwarzen und erst unter dem Mikroskop deutlich werden. Nach dem Rande und dem Schwanzende zu wird das Pigment, wie schon erwähnt, immer spärlicher.

Im Gegensatz zur schwarzen Larve ist die gleichalte weisse, akromelanistische am grösseren Teile ihres Körpers ungefärbt und hauptsächlich durch einige scharf hervortretende Farbenflecke ausgezeichnet, nämlich durch eine Pigmentzellenansammlung am Kopf und durch „distinkte“ Flecke am Rumpf (Abb. 4—6).

Die Grundfarbe der Kopfoberseite ist gelb; ausgenommen ist ein farbloser Randstreifen, der durch eine Linie begrenzt wird, die ungefähr parallel zum Rand durch die Mitte der Augen verläuft. Jedoch ist die Zeichnung der weissen Larven, ebenso wie die der schwarzen, sehr variabel. Zuweilen tritt das gelbe Pigment zwischen den Augen bis an den vorderen Rand heran (Abb. 4), und in anderen Fällen ist sehr viel weniger gelbes Pigment am Kopfe zu finden (Abb. 5 und 6). Das schwarze Pigment ist auf denselben Bezirk beschränkt wie das gelbe; am dichtesten liegen die schwarzen Pigmentzellen in der Mitte der Kopfoberseite bis zum Rumpfansatz hin (Abb. 4, 5 und 6), also an einer Stelle, die auch bei den schwarzen Larven durch Pigmentreichtum ausgezeichnet ist. Diese Stelle der stärksten Pigmentanreicherung am Kopf nenne ich den „Mittelfleck“.

Am Rumpf sieht man, wenn man eine Larve von der Seite betrachtet, einen Pigmentstreifen an der unteren Grenze des Rückensaumes verlaufen, etwa in der Höhe des Medullarrohres; unterhalb dieses Streifens ist der Rumpf ebenso wie der obere Teil des Rückensaumes ungefärbt. Die genannte Rückenpigmentierung ist bei den Tieren im einzelnen sehr verschieden; meistens treten vier bis fünf „distinkte" Flecke hervor (Abb. 4 und 5), dichte Ansammlungen von Pigmentzellen, in denen die Xanthophoren zahlreicher sind als die Melanophoren und zwischen denen nur wenig schwarze, aber niemals gelbe Pigmentzellen liegen. Die Zahl dieser Flecke schwankt zwischen zwei und acht. In vielen Fällen sind die Lücken zwischen ihnen so gering und die schwarzen Pigmentzellen über den ganzen Rückenstreifen so gleichmässig verteilt, dass man die Flecke nur unter dem Mikroskop erkennen kann, während der Rückenstreifen dem blossen Auge als ein ungefähr gleichmässiges Band erscheint. Sieht man sich die Larven von oben an (Abb. 6), so erkennt man, dass die Pigmentzellen des Rückenstreifens nicht alle dicht unter der Haut, sondern teilweise im Grunde des Rückensaumes im lockeren Bindegewebe liegen und nach beiden Seiten ihre Ausläufer unter die Haut entsenden, wie die in Abb. 18 wiedergegebene Melanophore. Betrachtet man lebende Larven von oben, so erscheinen diese Zellen als verschwommene, schattenhafte schwarze Bänder (Abb. 6, b). Die Reihe der distinkten Flecke reicht ungefähr bis zum After.

Ihre Fortsetzung bildet ein Streifen, welcher gleichmässig nebeneinander schwarze und gelbe, zuweilen ziemlich dicht gelagerte Pigmentzellen enthält. Im dorsalen Saum liegen nur in der hinteren Schwanzhälfte — wenn man den Schwanz am After beginnen lässt — Pigmentzellen, deren Zahl nach dem Rand und nach vorn zu abnimmt. Ventral von der Chorda liegen, auch an der Spitze des Schwanzes, nur wenig Pigmentzellen.

Die Kiemen erscheinen dem blossen Auge ungefärbt, auch wenn sie zwei bis drei gelbe Pigmentzellen enthalten, was oft der Fall ist.

Weisse Axolotllarven aus dem Tübinger Zoologischen Institut, von denen ich 20 untersucht habe, haben im wesentlichen dieselbe Zeichnung. Ich habe sie allerdings nur in konserviertem Zustande gesehen, so dass ich lediglich die Verteilung der schwarzen Pigmentzellen angeben kann, da der gelbe Farbstoff durch Alkohol ausgezogen wird.

Am Kopf findet sich der Mittelfleck und eine kleine Pigmentanreicherung vorn zwischen den Augen (Abb. 7). Am Rumpf sind im Rückenstreifen einige dunkle Flecke vorhanden, die offenbar den distinkten Flecken entsprechen. Von den weissen Larven aus der hiesigen Zucht sind die Tübinger nur dadurch verschieden, dass überall, auch in dem Randbezirk des Kopfes und dem Teil des Rumpfes und Schwanzes, der bei jenen pigmentfrei ist, pigmentreiche Epidermiszellen, wie ich sie oben erwähnt habe (S. 152 unten), sehr häufig sind. Dadurch erscheinen die Larven (Abb. 7) am ganzen Körper gleichmässig leicht bestäubt.

Im April 1911 wurde im hiesigen Institut ein gemischter Laich abgelegt, welcher Eier mit dominantem und solche mit rezessivem Charakter enthielt. Die weissen Larven waren beim Ausschlüpfen als solche wohl sicher zu erkennen. zeigten aber durch ihren Pigmentreichtum und durch ihre Zeichnung eine deutliche Annäherung an schwarze Larven. Es handelte sich, wie sich inzwischen herausgestellt hat, um die Larven von Schecken. Die sechs Tiere von diesem Laich, die aufgezogen worden sind, sind noch immer stark pigmentiert, so dass man sie im Gegensatz zu extrem akromelanistischen Tieren als Schecke bezeichnen muss. Ich konnte die Zeichnung von 23 ausgeschlüpften Scheckenlarven, die 13—15 mm lang waren, untersuchen.

Den schwarzen Larven näherten sie sich am meisten durch die Zeichnung des Kopfes. Ihre ganze Kopfoberseite zeigte auf gelbem Grundton viele grosse, intensiv schwarze Chromatophoren, so dass sie von der einer schwarzen Larve nur durch die weniger dichte Lagerung der Melanophoren unterschieden war. Bei einigen war der bei den rein weissen ungefärbte Rand frei von gelben Pigmentzellen, während er schwarze stets reichlich enthielt. Im Rand, hinter den Augen zu beiden Seiten des Mittelflecks und dicht hinter dem Nacken fielen grössere bandartige Pigmentflecken auf, die sonst nur bei schwarzen Larven vorkommen (Textfig. 2, st).

Im Rückenstreifen, der wie bei den weissen Larven regelmässig vorhanden war, waren eben noch einige Stellen zu finden, die weniger gelbe, aber kaum weniger schwarze Pigmentzellen enthielten als der übrige Teil, so dass man, freilich nur schwach, an die distinkten Flecke der weissen erinnert wurde; im ganzen entstand ein Bild, wie es auch bei einem Teil der weissen Larven auftritt und welches ich vorher beschrieben habe. Am Rumpf

lagen ferner vereinzelt in der Höhe der Seitenlinie, also unter dem Rückenstreifen, breite schwarze, seltener auch gelbe Pigmentzellen.

Auch der Schwanz war gewöhnlich durch reichlichere Pigmentierung vor dem der weissen ausgezeichnet. Ein schmales Pigmentzellenband verlief vom Schwanzende entlang der Kaudalvene bis etwa zur Mitte zwischen Schwanzspitze und After; ausserdem lagen die Pigmentzellen überall etwas dichter als bei den weissen Larven.

Die Kiemen enthielten nur wenig mehr Pigment als die der weissen Tiere.

Da nach dem Mitgeteilten eine Unterscheidung von weissen und Schecklarven nach ihrer Zeichnung möglich ist, ist eine gesonderte Betrachtung der beiden Gruppen bei den folgenden Untersuchungen notwendig. Doch will ich nicht unterlassen, darauf hinzuweisen, dass hier eine gewisse Unklarheit besteht. Da wie ich oben erwähnt habe, zwischen der Kopfzeichnung von weissen und Schecklarven hauptsächlich ein gradueller Unterschied besteht und die distinkten Flecke nicht nur bei Schecklarven sondern auch bei manchen weissen verwischt sind, kann man keine scharfe Grenze zwischen beiden ziehen. Andererseits kann man auch nicht sicher wissen, ob wirklich alle rezessiven Larven des Laichs, aus dem die sechs Schecken stammen, zu Schecken herangewachsen wären. Weder die Zeichnung noch die Abstammung ermöglicht also vorläufig eine vollkommen sichere Unterscheidung von weissen und Scheckenlarven. Wenn ich bei meinen Untersuchungen gleichwohl Weisse und Schecken immer trenne, so geschieht das unter dem ausdrücklichen Hinweis auf die bestehende Unsicherheit und darauf, dass der Hauptwert jedenfalls vorläufig auf die Untersuchung der Unterschiede der dominierenden (schwarzen) von den rezessiven (hellen im weiteren Sinne) zu legen ist.

III. Kapitel. Beschreibung der Pigmentzelltypen.

Da die folgenden Abschnitte ausschliesslich von Pigmentzellen handeln, ist es notwendig, vorher die verschiedenen Typen derselben systematisch zu beschreiben. Es ist dies auch deshalb wichtig, weil die hier herrschende, erstaunliche Mannigfaltigkeit noch nicht genügend bekannt ist.

Die hierauf gerichtete Untersuchung habe ich an lebenden Larven vorgenommen. Sehr bequem konnte ich die Pigmentzellen am überlebenden Schwanz betrachten. Veränderungen treten erst etwa drei bis vier Stunden nach der Trennung des Schwanzes vom Rumpf auf. Um die Pigmentzellen vom Kopf und Rumpf kennen zu lernen, musste ich die unverletzten Larven untersuchen; denn es gelang nicht, die ganze Haut unversehrt abzuziehen. Einzelne Hautfetzen, die leicht abgerupft oder abgeschnitten werden können, nützen natürlich nichts, da es ja darauf ankommt, alle vorkommenden Pigmentzellformen zu sehen. Wenn nun auch die Betrachtung lebender Larven unter dem Deckglas oder im Kompressorium für den Kopfrand und die Rumpfseiten erschwert ist, so dass stärkere Vergrösserungen nicht anwendbar sind, so ist es doch nicht schwer, die hier vorkommenden Zellformen festzustellen, wenn man vorher die Pigmentzellen am Schwanz kennen gelernt hat. Die Zeichnungen habe ich meist nach Zellen, die im Schwanz lagen, hergestellt.

Bekanntlich haben die Pigmentzellen der Amphibien die Fähigkeit, unter dem Einfluss verschiedener Faktoren ihre Form zu ändern; z. B. ziehen sie sich im Licht zusammen und dehnen sich im Dunkeln aus. Um der Gefahr zu entgehen, dass ich verschieden stark ausgedehnte Zellen für verschiedene Zellformen hielte, durfte ich nur die Zellen von solchen Larven, die unter gleichen Bedingungen lebten, zum Vergleich benutzen und musste von jeder Zellform beide Extreme, der Dilation und Kontraktion, kennen lernen. Darum habe ich einen Teil der Larven in völligem Dunkel, einen anderen Teil in hellem Licht aufgezogen.

Die ersteren wurden in Aquarien gehalten, die vollkommen von dickem, schwarzem Papier umschlossen waren und in einem dunklen geschlossenen Schrank standen. Für Sauerstoffzufuhr wurde durch täglichen Wasserwechsel gesorgt.

Die zweite Gruppe von Larven wurde auf weissen Tellern gehalten; und zwar ohne Pflanzen, damit die Tiere nicht deren Schatten aufsuchen konnten.

Obwohl die Pigmentzellen der verschiedensten Tiergruppen seit langem für eine grosse Zahl von Forschern im Mittelpunkt des Interesses stehen, sei es, dass sie die Entstehung des Pigments, die Bedeutung der Chromatophoren für den Farbenwechsel oder anderes zu ergründen suchen, so ist doch nur in selteneren Fällen die Form der Zellen zum Gegenstand einer genauen Untersuchung gemacht worden. Die allermeisten (von neueren Autoren z. B.

Éternod und Robert [1908, S. 121], Golovine [1907, S. 859] und Meirowsky [1908]) begnügen sich mit der kurzen Angabe, dass die Pigmentzellen in dilatiertem Zustand mit zahlreichen Plasmafortsätzen versehen und im allgemeinen sternförmig seien.

Speziell über die Pigmentzellen des Axolotls liegen noch nicht viele Untersuchungen vor. Carrière (Arch. f. mikr. Anat., Bd. 24), der die Entwicklung der Epidermis von Siredon pisciformis darstellt, erwähnt Pigmentzellen überhaupt nicht. Die epidermalen Pigmentzellen scheinen ihm vollständig entgangen zu sein, obwohl sie schon bei frisch ausgeschlüpften Larven vorkommen und kaum anzunehmen ist, dass sie den mehrere Zentimeter langen Tieren, die er untersucht hat, gefehlt haben. Paulicki (Arch. f. mikr. Anat., Bd. 24), dessen Untersuchung der Haut eines älteren, 8 cm langen Axolotls gilt und an die Carrière sche anknüpft, bezeichnet (S. 123) die epidermalen Chromatophoren als „verästelte schwarze Gebilde", die (S. 140) „ihre Ausläufer zwischen die Epidermiszellen hinein oft auf weite Entfernungen verbreitet fortschickten. An vielen Stellen erschienen aber die Chromatophoren nicht als verästelte Figuren, sondern als ein rundlicher, schwarzer, völlig undurchsichtiger Klumpen." Auch die Chromatophoren der Cutis stellen nach ihm (S. 145) „verästelte schwarze Zellen dar, an denen man einen mittleren Teil, den Zellenleib, und von demselben nach verschiedenen Richtungen hin sich erstreckende Fortsätze, die sich meist noch weiterhin verästeln, unterscheiden kann". „Die Enden der Äste verbreiterten sich häufig und liefen in mehrere, verschieden gestaltete Zacken aus. Mitunter waren einige Äste auffallend lang. Es waren dies besonders solche Äste, die sich senkrecht zur Hautoberfläche erstreckten."

Ehrmann (1896, Bibliotheca medica D. II, Heft 6), der die Entstehung des melanotischen Pigmentes bei mehreren Amphibien, darunter Siredon pisciformis, behandelt, teilt nur gelegentlich etwas über die Form der Pigmentzellen mit, als es notwendig wird, den Unterschied zwischen denen der Epidermis und der Cutis zu besprechen. Er sagt (S. 30): „Die Melanoblasten der Epidermis bekommen nun ein Aussehen, welches von dem der Cutismelanoblasten einigermassen different ist. Ihr Körper wird im Gegensatze zu dem unregelmässigen, platten der letzteren mehr kugelig oder oval, die Fortsätze werden schlanker, gleichmässiger, umgeben in ziemlich regelmässigen Maschen die oberflächlichen Epithellagen . . . ." und auf S. 33: „Vor allem wird die Form des Maschenwerks der Ausläufer bei den Melanoblasten der Cutis, welche zwischen den Fasern ziemlich unregelmässig sich durchwinden, dem Faserverlauf entsprechen und die Fortsätze unregelmässig, zackig, wie zerfliessend aussehen."

Wie die früheren Autoren hat auch Schuberg (1903) die Form der Pigmentzellen nur nebenbei berücksichtigt. So sagt er (1903, S. 261) von den an der Grenze zwischen innerer Coriumlage und Unterhautbindegewebe liegenden Zellen, sie seien „stark abgeplattet und entsenden ihre Ausläufer ausschliesslich in der Begrenzungsebene". Weiterhin betont er vor allem (S. 264) den Einfluss, den das umgebende Gewebe „auf die Form der Pigmentzellen und die Anordnung ihrer Ausläufer ausübt", ohne jedoch auf die Gestalt der Zellen einzugehen.

Als letzter Autor, der die Chromatophoren bei Axolotln behandelt, ist Ogneff (Anat. Anz., Bd. 32) zu nennen. Auch er hat wenig über deren Form gesagt (S. 593): „Beim Betrachten mittels eines Mikroskops erscheinen diese Melanoblasten sternförmig und gewöhnlich durch ihre Fortsätze netzartig verbunden. Die Anzahl der schwarzen Körnchen in der Zelle ist dabei so gross, dass sowohl ihr eckiger Körper als auch dessen mehr oder weniger längliche, gezweigte Vorsätze durch derartige Körnchen vollständig überfüllt zu sein scheinen."

Ich wende mich nun zu meinen eigenen Beobachtungen und zwar zunächst zu den Melanophoren von dunkel gehaltenen schwarzen Larven (hierzu Taf. XII und XIII, Abb. 19—30). Unter diesen kann man vier Formengruppen unterscheiden, die ich α-, β-, γ- und δ-Zellen nenne.

Die α-Zellen haben eine abgerundete Form (Abb. 19—21). Sie entsenden zahlreiche Fortsätze, die nach allen Seiten ausstrahlen und sich stark verästeln. Durch Zusammenfliessen der Nebenäste entsteht ein meist sehr dichtes Maschenwerk, das sich gewöhnlich parallel zur Oberfläche ausbreitet, sonst unregelmässigere Gestalt hat. Im übrigen sehen die Zellen dieser Gruppe sehr verschieden aus, je nachdem die Fortsätze sich schon nahe am Kern, im Zentrum der Zelle, verästeln und zusammenfliessen (Abb. 19) oder ob diese Verästelung der Hauptfortsätze erst in einiger Entfernung vom Zellkörper statthat (Abb. 21). Ausserdem wechselt das Aussehen der Zellen mit dem Grad der Verästelung der Fortsätze. Die in Abb. 21 wiedergegebenen Zellen haben z. B. viel mehr und viel feinere Nebenäste höheren Grades als die in Abb. 20 dargestellte. Hier ist allerdings die Möglichkeit zuzugeben, dass die letztere Zelle weniger vollkommen dilatiert ist, obwohl sie sich unter genau denselben Bedingungen befand wie die ersteren, indem sich die beiden Tiere in demselben Gefäss befanden und gleicher Herkunft waren.

Für die β-Zellen ist charakteristisch, dass ihre Fortsätze an Zahl geringer sind (Abb. 22, 23), sich weniger verästeln (Abb. 24) und entweder gar nicht oder jedenfalls viel weniger zusammenfliessen (Abb. 22—25). Die Zellfortsätze verlaufen wie bei den α-Zellen im allgemeinen parallel zur Hautoberfläche.

Diese Gruppe ist nicht scharf abgegrenzt gegen die erste, vielmehr durch alle Übergänge mit ihr verbunden. Abb. 26 stellt eine Zelle dar, die deutlich in der Mitte steht zwischen

α-Zellen (Abb. 21) und β-Zellen (Abb. 22). Die grosse Zahl der Fortsätze hat sie mit den ersten gemeinsam. Andererseits gibt ihr die Form ihrer Fortsätze und deren Verästelung eine durchaus vermittelnde Stellung. Der eben beschriebenen Abb. 26 sind viele Zellen (Abb. 27) ähnlich, die in der Form der Fortsätze nur wenig von ihnen abweichen. Ihre Verästelung stimmt an manchen Stellen vollkommen mit der in Abb. 26 dargestellten überein, teilweise (Abb. 27 rechts und unten) ist sie aber noch dichter und reicher an Anastomosen.

Unter den β-Zellen sind zweipolige sehr häufig. So nenne ich diejenigen (Abb. 22, 24), deren Zellkörper, aus einem ovalen Kern mit dünnem Plasmabezug bestehend, nur an den beiden Enden seiner Längsachse Fortsätze entsendet, jederseits mehrere (Abb. 24) oder einen, der sich bald gabelt (Abb. 22 links). Die Richtung der Längsachse liegt in derselben Ebene, in der sich die Zellfortsätze ausbreiten und verläuft parallel zur Hautoberfläche. Zellen, deren Fortsatz sich in einiger Entfernung vom Zellkörper (Abb. 22) oder dicht daran (Abb. 28 c) gabelt, leiten zu dreipoligen (Abb. 28 b) über, und damit zu solchen, die an beliebigen Stellen eine grössere Zahl von Ausläufern entsenden (Abb. 28 a).

Eine lückenlose Reihe von Zwischenformen führt von den β-Zellen, insbesondere der in Abb. 27 gezeichneten, zu γ-Zellen hin. Diese finden sich stets im Schwanzsaum. Ihr Zellkörper liegt mitten im Bindegewebe und sendet nach beiden Seiten unter die Epidermis Fortsätze, die sich hier jederseits in einem flächenartigen Netz verzweigen (Taf. XII, Abb. 18). Die beiden Ausläufernetze liegen also symmetrisch zum Zelleib, und sind einander parallel oder neigen sich gegeneinander wie die Epidermis der beiden Seiten, unter der sie verlaufen. Abb. 29 zeigt eine ausserordentlich lange, zweikernige Zelle dieser Art in Flächenansicht. Dunkel gezeichnet (Abb. 29 b) ist das Fortsatzmaschenwerk der einen, dem Beschauer zugekehrten Seite; darunter sieht man undeutlich den eigentlichen Zellkörper mit den Kernen, der in Abb. 29 a noch einmal besonders gezeichnet ist. Die Kerne waren in diesem Fall nicht sicher zu erkennen. Das zweite flächenartige Maschenwerk fehlt auf diesem Bild; es würde unter den Kernen liegen und sich in derselben Weise wie das dargestellte ausbreiten.

Das Geäst dieser Zellen ist dem der vorher beschriebenen ganz gleich (Abb. 27). Die β- und γ-Zellen sind miteinander verbunden durch solche Zellen, deren Zellkörper und Kern zwar auch nicht in einer Ebene liegen mit dem Maschenwerk ihrer Fortsätze, die aber entweder überhaupt nur nach einer Seite Fortsätze ausschicken, oder deren Fortsätze sich jedenfalls nur auf einer Seite reichlich flächenhaft ausbreiten.

Bei allen untersuchten schwarzen, im Dunkeln gehaltenen Larven fand ich am Bauch vor dem Enddarm Melanophoren, ich nenne sie δ-Zellen, die trotz der Dunkelheit mehr oder weniger, meist stark, zusammengezogen waren; zwei solche dicht nebeneinander liegende Zellen zeigt Abb. 30. Nur bei drei Larven, in deren Aquarien ich den Boden mit Sand belegt hatte, der sonst fehlte, waren auch diese Zellen dilatiert; ob in diesen Fällen der Sandbelag die Dilation bedingte, oder ob diese andere Ursachen hatte, konnte ich nicht feststellen, da ich keine Gelegenheit hatte, diese Versuche fortzusetzen.

Ich will noch bemerken, dass die Melanophoren verschieden dunkel aussehen. Viele sind tiefschwarz, andere mehr oder weniger dunkelgrau, ohne dass man dunkle und helle scharf scheiden könnte. Diese Verschiedenheit der Farbintensität ist innerhalb aller vier Zellgruppen vorhanden.

Die verschiedenen Pigmentzellformen sind in einer bestimmten Weise über die Haut der Larven verteilt (Textfig. 3). Die Zellen der α-Gruppe bedecken den Kopf und Rumpf fast völlig, finden sich in der hinteren Körperhälfte nur in der Nähe der Chorda und fehlen an der Schwanzspitze. An der Bauchseite, vor dem Enddarm, liegen die δ-Zellen. Zellen der β-Gruppe und Übergänge dazu finden sich im Rückensaum und im Schwanz. In der Nähe des Enddarmes liegen stets besonders typische β-Zellen, wie sie in Abb. 22 und 28 b, c wiedergegeben worden sind. Die Zellen der γ-Gruppe schliesslich liegen im Randbezirk des Schwanzsaumes.

Im allgemeinen sind benachbarte Pigmentzellen einander ähnlich; daher ist es verständlich, dass an den Grenzen der angegebenen Bezirke, d. h. zwischen den typischen Vertretern zweier Gruppen, stets deren Zwischenformen liegen.

Bei schwarzen Larven, die in hellem Licht gehalten worden sind (hierzu Abb. 31—34), sind die Melanophoren grossenteils

kontrahiert, am stärksten die am Kopf, besonders auf der Oberseite (Abb. 31) und diejenigen am Enddarm, die ja auch bei dunkel gehaltenen schon kontrahiert sind. Jedoch auch die Zellen am Rumpf und Schwanz sind mehr oder weniger zusammengezogen

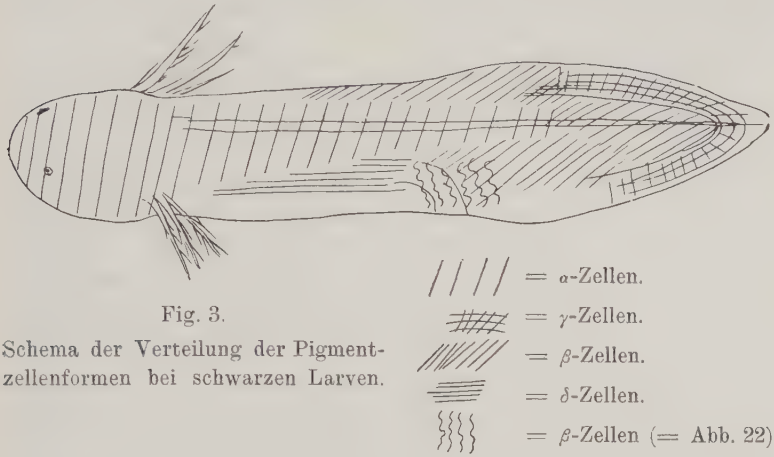

Fig. 3.
Schema der Verteilung der Pigmentzellenformen bei schwarzen Larven.

(Abb. 32 und 33). Niemals fand ich ein Tier, unter 40 untersuchten, dessen Zellen alle kontrahiert waren. Abb. 33 und 34 zeigen zwei Melanophoren aus der hinteren Schwanzhälfte einer schwarzen Larve, die 20 Tage hell gehalten wurde; von den Zellen, die dicht beieinander lagen, ist eine (33) stark kontrahiert, die andere (34) gar nicht. Ob sich niemals alle Zellen kontrahieren, oder unter welchen Bedingungen das geschieht, weiss ich nicht. Soviel bisher bekannt, bewirken Licht, Wärme und Anämie starke Kontraktion der Pigmentzellen bei Amphibien. Bei meiner Versuchsanordnung kamen aber sowohl helles Licht, wie hohe Temperatur zur Wirkung, da die Larven im Sommer auf weissen Porzellantellern ins Sonnenlicht gestellt wurden, ohne Pflanzen, damit ihnen deren Schatten kein Versteck bot.

Nunmehr beschreibe ich die Melanophoren von dunkel gehaltenen rezessiven Larven. Diese Untersuchungen wurden an Schecklarven vorgenommen, da mir zur Zeit dieser Versuche weisse Larven nicht zur Verfügung standen.

Ich gehe aus von der oben vorgenommenen Einteilung der Melanophoren. Einige Formen der α-Gruppe finden sich auch bei den Schecklarven, solche Melanophoren (Abb. 35 und 36; vgl. Abb. 19), deren Ausläufernetz reich an Anastomosen und

überall, auch in der nächsten Nähe des Kerns, so dicht ist, dass die Zellen bei geringer Vergrösserung einer lückenlosen, schwarzen Fläche gleichen. Ausserdem sind Zwischenformen zwischen der α- und β-Gruppe (Abb. 37 und 38; vgl. Abb. 27) häufig, Zellen mit zarten Ausläufern, die sich reich verzweigen und zusammenfliessen.

Während die typischen Formen der β-Gruppe fehlen, sind meist einige echte γ-Zellen da; öfter als diese finden sich solche, die von ihnen dadurch verschieden sind, dass sich ihre Ausläufer weniger verzweigen und nicht zusammenfliessen (Abb. 39).[1])

Sehr zahlreich sind einige Zellformen, die bei den schwarzen Larven nicht vorkommen. Diese Zellen (Abb. 40—43) haben mit denen der α-Gruppe die grosse Zahl der Ausläufer gemeinsam und stehen der β-Gruppe durch die geringe Zahl von Verzweigungen und Anastomosen nahe. Letztere können ganz fehlen (Abb. 42 und 43). Die Zellfortsätze sind bald schmal, sich verjüngend (Abb. 40), bald breit und lappig (Abb. 42).

Auffällig ist die grosse Zahl von scheinbar stark kontrahierten Melanophoren (Abb. 44—46), die bei allen Schecklarven, auch nach mehrwöchentlichem Aufenthalt im Dunkeln, regelmässig in grosser Zahl vorhanden sind. Ob diese Zellen in völlig ausgestrecktem Zustand sind und sich unter allen Umständen durch kleine, kaum nennenswerte Plasmafortsätze auszeichnen, oder ob sie stark kontrahiert sind, kann ich nicht entscheiden (vgl. Anmerkung 1).

Wie bei den schwarzen Larven liegen die verschiedenen Pigmentzellformen an bestimmten Stellen der Haut (Textfig. 4). Typische Vertreter der α-Gruppe (Abb. 35) kommen nur am Kopf und an der Seite des Rumpfes vor, bis in die Gegend des Enddarms. Zwischenformen zwischen den α- und β-Zellen (Abb. 37, 38 und 40—43) und die scheinbar stark kontrahierten Zellen sind an allen pigmentierten Stellen zahlreich. In der hinteren Schwanzhälfte überwiegen die letzteren. Die Zellen mit

[1]) Diese Zellen ähneln kontrahierten Zellen der dritten Gruppe. Ob sie wirklich kontrahiert sind, oder ob sie selbständige Formen sind, die sich unter allen Umständen durch geringe Verzweigung auszeichnen, kann ich nicht entscheiden. Vielleicht dehnen sich diese Zellen unter geeigneter Veränderung der Lebensumstände aus; leider konnte ich derartige Versuche bisher nicht vornehmen, da es lebenskräftige Larven nur während kurzer Zeit zu Beginn des Sommers gibt.

zwei symmetrischen, flächenhaften Ausläufernetzen, d. h. die γ-Zellen und die diesen ähnlichen (Abb. 29 und 39), sind auf den Rand des Schwanzsaumes beschränkt.

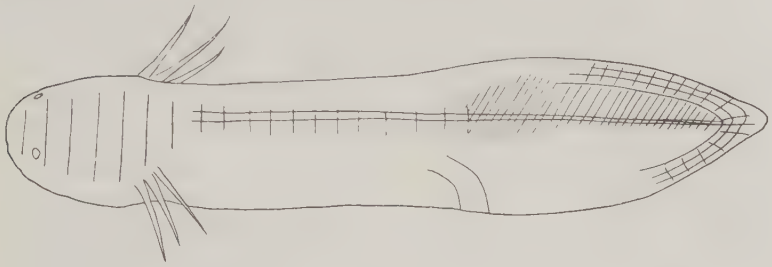

Fig. 4.
Schema der Verteilung der Pigmentzellenformen bei hellen Axolotllarven.

	=	Abb. 35, 36, 40, 41, 42.
###	=	Abb. 39 (29).
//////	=	Abb. 36, 37, 40, 42, 44, 45.

Schecklarven, die hellem Licht ausgesetzt worden sind, unterscheiden sich nicht wesentlich von dunkel gehaltenen. Abgesehen von den, auch bei dunkel gehaltenen vorhandenen, scheinbar kontrahierten Zellen, sind vorn am Kopf die Zellen der α-Gruppe teilweise kontrahiert, während die weiter hinten am Rumpf liegenden dilatiert sind. Alle anderen Zellen zeigen keine Veränderung.

Die Xanthophoren sind durch dieselbe Formenmannigfaltigkeit ausgezeichnet wie die Melanophoren (Taf. XI, Abb. 8 und 9). Sie haben bei beiden Rassen fast stets dieselbe Form wie die gerade benachbarten Melanophoren.

Ein Vergleich der Pigmentzellformen, die bei den schwarzen und bei den Schecklarven auftreten, zeigt überraschende Verschiedenheiten. Einige Zellformen der schwarzen Tiere, und zwar diejenigen aus der α-Gruppe, deren zahlreiche Ausläufer sich erst in einiger Entfernung vom Kern verzweigen (Abb. 21), und die typischen Vertreter der β-Gruppe (Abb. 22, 23 und 25) fehlen den Schecklarven vollkommen, γ-Zellen sind in geringer Zahl oder gar nicht vorhanden.

Andererseits finden sich bei Schecklarven einige Zellformen, die den schwarzen fehlen. Hierher gehören mehrere Zwischenformen zwischen α- und β-Zellen (Abb. 40—43), zweitens die

dem γ-Typus ähnlichen (Abb. 39) und schliesslich die kleinen fortsatzlosen Zellen (Abb. 44 und 45).

Welche Ursache und welche Bedeutung hat nun die Bildung von Zellformen, die nur einer Rasse zukommen? Folgende Erklärungen scheinen mir möglich zu sein. Entweder ist die Verschiedenheit der Pigmentzellformen als eine Begleiterscheinung zu betrachten, die bei den recessiven Axolotln im Zusammenhang mit der Rückbildung der Zahl der Pigmentzellen steht, oder 2.: sie ist eine Folge davon, dass bei den hellen Axolotln die Pigmentzellen alle oder zum Teil verkümmert sind, oder 3.: diese Verschiedenheit beruht wenigstens zum Teil auf verschiedener Reizbarkeit der Pigmentzellen bei beiden Rassen, oder 4.: die verschiedenen Pigmentzellformen sind im Erbgut jeder Rasse jede für sich schon als Anlage vorhanden.

Ich erörtere zunächst die erste Möglichkeit. Offenbar ist die Form der Pigmentzellen in hohem Grade von dem umgebenden Gewebe abhängig. Z. B. können sich γ-Zellen nur im äusseren Teil des Schwanzsaumes entwickeln, weil sie nur in diesem Körperabschnitt sich von einer Epidermis bis zur gegenüberliegenden ausbreiten können, ungehindert durch feste Organe oder durch zu grosse Ausdehnung. Umgekehrt können sich Zellen, die an der Seite des Rumpfes zwischen Haut und Muskeln eingeschlossen liegen, nur in einer Ebene ausbreiten. Schon Ehrmann und Schuberg haben (an den oben, S. 163, angeführten Stellen) auf den Einfluss hingewiesen, den das einschliessende Gewebe auf die Form der Pigmentzellen hat. Wenn aber ein solches Abhängigkeitsverhältnis zwischen Zelle und Umgebung besteht, ist es klar, dass alle diejenigen Zellformen den Schecken fehlen müssen, welche bei den schwarzen Larven auf eine Körperregion beschränkt sind, die bei Schecken überhaupt unpigmentiert ist. Diese Annahme gilt für diejenige Sorte der α-Zellen, welche nach obigem den Schecklarven fehlt (Abb. 21): denn Zellen von dieser Form liegen bei den Schwarzen hauptsächlich an der Seite des Rumpfes unter dem Rückensaum, also in einer Gegend, die bei den Schecken fast pigmentfrei ist, da ihr Pigmentstreifen höher, am Grunde des Rückensaums verläuft. Sie trifft auch für die fehlenden β-Zellen zu: denn diese kommen bei den Schwarzen dicht am Enddarm und etwas dahinter vor: diese Stelle ist bei Schecken unpigmentiert. Schliesslich

gilt die Annahme auch für die γ-Zellen, die bei den Schwarzen und, wenn vorhanden, auch bei den Schecken auf den äusseren Rand des Schwanzsaumes beschränkt sind. Das Fehlen der α-, β- und γ-Zellen ist demnach durch den Hinweis auf die Abhängigkeit der Zellform von der Umgebung hinreichend erklärt als eine Begleiterscheinung von der Einschränkung der Pigmentierung bei hellen Larven auf kleinere Bezirke. Dagegen bedarf es weiterer Annahmen, um das Auftreten neuer Formen bei den Hellen verständlich zu machen.

Zweitens könnte man sich denken, dass bei den Pigmentzellen der Hellen eine Art Verkümmerung auftritt, die sich unter anderem darin äussert, dass ihre Ausläufer vielfach nicht den Grad von Ausbildung und Verästelung erreichen wie bei den Schwarzen. Diese Annahme halte ich deshalb für sehr wahrscheinlich, weil alle die Zellformen, die nur den Schecken zukommen — also einige Formen, die zwischen der α- und β-Gruppe stehen (Abb. 40—43), die γ-ähnlichen (Abb. 39) und die fortsatzlosen (Abb. 44 und 45) — eine auffallend geringe Verästelung zeigen und meist der Anastomosen zwischen Fortsätzen ganz entbehren.

Wenn aber die γ-ähnlichen (Abb. 39) und die kleinen fortsatzlosen Zellen (Abb. 44 und 45), was ich oben (S. 168 Anmerkung) als möglich bezeichnet habe, nicht normal ausgedehnte, sondern stark kontrahierte Zellen wären, würde die gegebene Erklärung für sie nicht ausreichen. Vielmehr müsste man dann an die 3. der oben erwähnten Hauptmöglichkeiten (S. 170 oben) denken und einen reizphysiologischen Unterschied zwischen den Larven beider Rassen annehmen. Damit würde die Beobachtung im Einklang stehen, dass, obwohl die schwarzen und hellen Larven in denselben Gefässen, also unter genau denselben Bedingungen, aufgezogen wurden, bei dunkel gehaltenen schwarzen Larven stets nur ein Teil der vor dem Enddarm gelegenen Melanophoren jene gedrungene, anscheinend kontrahierte Gestalt aufwiesen, während bei Schecken derartige Zellen zahlreich über den grössten Teil des Körpers verstreut waren.

Wie ich schon kurz sagte (4. der angeführten Möglichkeiten), kann man sich den vorliegenden Rassenunterschied aber noch auf ganz andere Weise erklären, nämlich

durch die Annahme, dass den einzelnen Zellformen im Erbgut gesonderte Anlagen zugrunde liegen. Freilich könnten diese nicht selbständig vererbbar sein; sonst müssten diese Anlagen ja unabhängig von den Rassenmerkmalen aufspalten und alle Pigmentzellformen sowohl bei Schwarzen wie bei Hellen vorkommen können.

Von diesen Möglichkeiten kommt die letzte nicht in Betracht; denn wenn man bedenkt, dass alle Formengruppen der Pigmentzellen durch lückenlose Reihen von Zwischenformen miteinander verbunden sind, so dass man viele Zellen mit gleichem Recht zwei verschiedenen Gruppen zuordnen könnte (siehe oben S. 164 und 165), wird die Annahme doch sehr unwahrscheinlich, dass eine grössere Anzahl besonderer Erbanlagen vorliegt. Vielleicht spielt die dritte Möglichkeit eine gewisse Rolle, indem sich die Pigmentzellen der hellen Axolotl (Schecken und Weissen) durch höhere Reizbarkeit auszeichnen als die der Schwarzen. Als eigentliche Ursache für die Verschiedenheit der Form der Pigmentzellen wird aber die Entwicklungshemmung zu betrachten sein, welche man, was schon Haecker (Verh. D. Z. G., 1908) als Vermutung ausgesprochen hat, als Grund des partiellen Albinismus bei den hellen Axolotln anzunehmen hat.

Die Frage, worauf nun die Entwicklungshemmung beruht, können wir allerdings vorläufig nicht beantworten. Jedenfalls ist aber als Ergebnis der angestellten Betrachtungen zu betonen, dass das Auftreten verschiedener Pigmentzellformen bei den beiden Axolotlrassen wahrscheinlich keiner besonderen Erklärung bedarf, sondern eine Begleiterscheinung der den partiellen Albinismus verursachenden Entwicklungshemmung ist.

Ich halte es für angezeigt, an dieser Stelle einige Bemerkungen über die Vermehrung der Pigmentzellen einzufügen.

Flemming (Arch. f. mikr. Anat., 35, S. 275) hat als erster beobachtet, dass sich die Pigmentzellen mitotisch teilen, und diese Tatsache ist nach ihm immer wieder bestätigt worden. Soviel mir bekannt, ist er der einzige geblieben, der den Vorgang der mitotischen Teilung von Pigmentzellen bei einem meinem Objekt verwandten Tier näher beschrieben hat.

Auch ich habe sehr zahlreiche Mitosen bei Melanophoren und Xanthophoren zu sehen bekommen, andererseits habe ich niemals Bilder angetroffen, die auf amitotische Teilung hinweisen

könnten, so dass ich die mitotische Teilung bei den Pigmentzellen der Axolotllarven jedenfalls für die gewöhnliche halte.

In Übereinstimmung mit Flemming habe ich gefunden, dass die Pigmentzellen der Axolotllarven auch im Zustande der Teilung ihre Ausläufer nicht einziehen (Taf. XII, Abb. 13 und 14). Deren Fehlen bei der in Abb. 15 wiedergegebenen Melanophore hängt nicht mit dem Teilungsvorgang zusammen; diese Zelle entstammt vielmehr aus dem Pigmentmantel des Auges, wo alle Melanophoren fortsatzlos sind.

Flemming hat weiterhin mitgeteilt, dass bei bestimmten Pigmentzellen der Salamanderlarven nach vollzogener Kernteilung die Zellteilung zunächst ausbleibt. Gegenüber der Vermutung, dass auf diese Weise zweikernige Zellen entstünden, glaubt er, zu der Annahme berechtigt zu sein, dass die Zellteilung nachträglich stattfindet, weil (S. 280) „die Zahl der doppelkernigen Pigmentzellen, im Verhältnis zu den einkernigen, bei älteren Salamanderlarven keineswegs vermehrt zu finden ist". Sodann aber glaubt er, Formen genug zu finden, „welche deutlich eine nachträgliche, der abgelaufenen Mitose erst lange nachfolgende Zertrennung des Zellkörpers dartun (Fig. 14b. Fig. 10)".

Der erste Grund scheint mir deshalb nicht stichhaltig zu sein, weil die Angabe über das Zahlenverhältnis zwischen zweikernigen und einkernigen Zellen, wie man annehmen muss, auf Schätzung beruht. Auch die zum Beweis der nachträglichen Zellteilung herangezogenen Bilder, mit denen meine Abb. 21 gut übereinstimmt, scheinen mir anderer Auslegung fähig zu sein. Wenn man nämlich mit Flemming die benachbarten Pigmentzellen, z. B. in Abb. 21 (in seinen Fig. 14b und 10), als zwei selbständige Geschwisterzellen ansieht, ist kein Grund zu der Annahme vorhanden, dass die Mutterzelle sich erst nachträglich, nach vollendeter Kernteilung, zerschnürt hat. Nun sind aber zweikernige Pigmentzellen bei verschiedenen Tieren bekannt geworden, u. a. hat Flemming sie bei Salamanderlarven gefunden, und auch ich habe bei Axolotllarven eine grosse Zahl von zweikernigen Melanophoren (Abb. 19, 21, 29 und 36) beobachtet; darum scheint es mir wahrscheinlicher zu sein, dass tatsächlich Kernteilung ohne gleichzeitige Zellteilung zur Bildung dauernd zweikerniger Zellen führen kann; sicher

entscheiden kann ich diese Frage natürlich nicht, da auch ich keine Zählungen angestellt habe.

Schliesslich sei erwähnt, dass Flemming eine Veränderung der Pigmentzellausläufer während der Kernteilung gefunden hat. Er sagt (S. 280 unten): „Im Verlauf der Mitose verschmälern sich die Ausläufer, indem sie aus platter Form in mehr eine drehrunde übergehen und dabei an vielen Orten längliche oder eckige, knotige Verdickungen bekommen." „Bei der nachträglichen Trennung des Zelleibes, welche oben geschildert wurde, tritt keine Wiederverschmälerung der Ausläufer auf."

Ich habe nichts dem Ähnliches gefunden: alle von mir bisher beobachteten Mitosen sprechen dafür, dass bei den Axolotllarven der Vorgang der Pigmentzellenteilung keine Veränderung in der Gestalt der Zelle oder ihrer Ausläufer bewirkt.

IV. Kapitel. Die Fähigkeit der Pigmentzellen, Pigmentkörnchen zu bilden.

Sind die Pigmentzellen der hellen Axolotl in geringerem Maße als die der schwarzen fähig, Pigment abzuscheiden? Eine Verringerung dieses Vermögens könnte sich in verschiedener Weise äussern. Entweder haben die Pigmentzellen alle oder zum Teil diese Fähigkeit vollkommen verloren, oder sie ist bei ihnen nur weniger ausgebildet, so dass sie eine geringere Anzahl oder auch kleinere Pigmentkörnchen abscheiden. Ich werde zuerst die Frage behandeln, ob bei Axolotllarven Pigmentzellen vorkommen, die überhaupt kein Pigment mehr bilden.

Da ist nun eine Angabe Schubergs für uns von grosser Bedeutung. Er hat nämlich bei seinen Untersuchungen über Zellverbindungen (Z. f. w. Z., Bd. 74, S. 276) im Corium der erwachsenen Axolotl Zellen gefunden, die in ihrer Gestalt, vor allem der Verästelung der Plasmafortsätze und ihrer Grösse, den Pigmentzellen völlig gleichen; in ihrem Plasma liegen ausserdem Körnchen, die ebenso gross und ebenso dicht gelagert sind wie die Melaninkörnchen der Melanophoren und die durch verschiedene Farbstoffe, sehr leicht durch Dahlia, sichtbar gemacht werden können. Der Pigmentmangel macht demnach den einzigen Unterschied von echten Pigmentzellen aus. Da ferner derartige Zellen zuweilen mehr oder weniger Melaninkörnchen beherbergen, nimmt

er an, dass es sich um Vorstadien der echten Pigmentzellen handelt in dem Sinne, dass die farblosen Körnchen zu Melaninkörnchen werden. Später (Z. f. w. Z., Bd. 90, S. 46, Anm.) hat er dieselben Zellen, die er „farblose Pigmentzellen" nennt, bei jungen Larven beobachtet und ebenso wie früher die Vermutung ausgesprochen, dass es Pigmentzellen mit noch farblosen Pigmentgranulis seien.

Nach diesen Befunden Schubergs könnte man sich die Vorstellung machen, dass die farblosen Pigmentzellen unter Umständen überhaupt nicht zur Pigmentbildung kommen; dass weiterhin ihre Zahl bei den weissen Larven grösser ist als bei den schwarzen und dass die Summe der farblosen und der echten Pigmentzellen bei beiden Rassen übereinstimmt. Meine nächste Aufgabe ist es daher, festzustellen, ob wirklich „farblose Pigmentzellen" beim Axolotl vorkommen, insbesondere Schubergs Angaben zu prüfen.

Was nun meine eigenen Befunde anbelangt, so finde ich am konservierten Material unter der Coriumanlage[1]) Zellen, die sich von den Melanophoren dadurch unterscheiden, dass sie stets nur eine ganz geringe Zahl von Melaninkörnchen enthalten (vgl. Abb. 10, 14 und 16 mit 17). Dagegen schliessen sie Körnchen anderer Art ein, welche in ungefärbtem Zustand nicht hervortreten (Abb. 14), dagegen durch Dahlia blauviolett (Abb. 10 und 16) und durch Delafieldsches Hämatoxylin gewöhnlich blau gefärbt werden. Im übrigen erkennt man diese Zellen auch an ihren den Pigmentzellen eigentümlichen, breiten, zusammenfliessenden Ausläufern (Abb. 14 und 16). Von den Bindegewebszellen, die ihnen freilich nur selten durch ihre Form ähnlich sind, sind sie durch die Anwesenheit von einzelnen Melaninkörnchen, die durch die ganze Zelle sparsam verstreut sind und niemals fehlen (Abb. 10, 14 und 16), verschieden.

Zweifellos handelt es sich um die gleichen Elemente, welche Schuberg gesehen hat; denn sie stimmen in allen wesentlichen Merkmalen (Gestalt, geringe Zahl der Melanin-

[1]) Wie Schuberg 1908 mitgeteilt hat, ist das Corium bei frisch ausgeschlüpften Axolotllarven noch nicht ausgebildet, sondern erst in Form einer zellfreien, faserigen Schicht unter der Epidermis angelegt, in welche später Bindegewebszellen einwandern. Diese Coriumanlage ist an meinen Abb. 10 und 17 (co) zu sehen.

körnchen, mit Dahlia färbbare Körnchen) mit diesen überein (vgl. besonders Abb. 16 mit Schubergs Bildern).

Man kann aber auch weiterhin zeigen, dass sie mit den Xanthophoren identisch sind, und zwar geht dies aus dem Vergleich zwischen den Bildern am lebenden Objekt und am konservierten Material ohne weiteres hervor.

Am lebenden Kopfhautfetzen sieht man unter dem Mikroskop die Melanophoren und Xanthophoren sich zu einem fast lückenlosen Netzwerk zusammenschliessen, wobei die Xanthophoren in ihrer Grösse und Gestalt den Melanophoren gleichen. Ein Querschnitt durch den Kopf zeigt nun deutlich, dass unter der Coriumanlage, ausser den Melanophoren, zahlreiche der körnchenhaltigen melaninarmen Zellen liegen, dagegen weder direkt unter der Coriumanlage noch sonst irgendwo im Bindegewebe irgendwelche andere Zellen, die den am lebenden Material beobachteten Xanthophoren entsprechen könnten (vgl. Abb. 11). Es müssen also offenbar die Schubergschen „farblosen Zellen" den Xanthophoren entsprechen.

Zu dem gleichen Schluss wird man geführt, wenn man weisse Larven, deren Zeichnung man sich genau angesehen und skizziert hat, in Frontalschnitte zerlegt. Hierzu eignen sich weisse Larven wegen ihrer scharf abgegrenzten Farbflecke besser als schwarze, die überall pigmentiert sind. Man findet an den Stellen, die den distinkten Flecken entsprechen, symmetrische Anhäufungen von Melanophoren und „farblosen Pigmentzellen". Zwischen den distinkten Flecken fehlen die fraglichen Zellen (vgl. Textfig. 5 mit

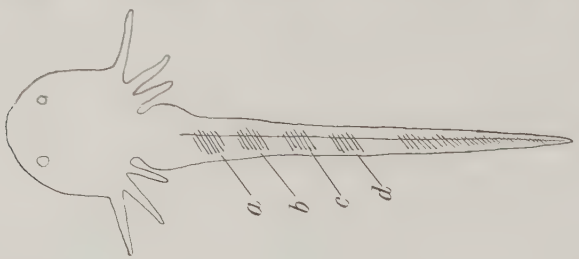

Fig. 5. Schematische Skizze einer weissen Larve. Zeigt die Verteilung der distinkten Flecken (a, b, c, d).

Abb. 12). Dieser Umstand, dass die Schubergschen Zellen auch hier gerade an den Stellen liegen, wo die Xanthophoren gesucht werden müssen, und nirgends sonst, zwingt zu der Annahme, dass sie mit diesen identisch sind; ganz abgesehen davon, dass es gar

keine Zellen weiter gibt, die man als Xanthophoren deuten könnte. Es ist somit ausser Zweifel, dass Schubergs Annahme von „farblosen Pigmentzellen" auf einem Irrtum beruht und dass die fraglichen Zellen in Wahrheit Xanthophoren sind. Schuberg selbst hat gar nicht an die Möglichkeit gedacht, dass er Xanthophoren vor sich habe, offenbar weil er, wie es scheint, niemals lebende Larven zu Gesicht bekommen hat. An diesen fällt das gelbe Pigment sofort auf, während konservierte Tiere bekanntlich von gelber Farbe keine Spur mehr zeigen, weil das gelbe Lipochrom durch Alkohol, Äther und Chloroform aufgelöst wird. Zu der Annahme, die „farblosen Pigmentzellen" seien Vorstufen von Melanophoren, wurde Schuberg vor allem durch das oben erwähnte Vorhandensein der Melaninkörnchen in denselben geführt. Auch jetzt ist die Möglichkeit, dass die Xanthophoren Bildungsstufen von Melanophoren sind, nicht vollkommen ausgeschlossen. Jedenfalls besteht eine gewisse Verwandtschaft zwischen beiden Zellformen: denn sie sind sehr häufig durch Ausläufer miteinander verbunden, was man an Schnitten und am lebenden Schwanz deutlich sehen kann.

Wenn sich nun auch herausgestellt hat, dass die bisherigen Angaben von farblosen Pigmentzellen nicht zutreffen, so bleibt trotzdem noch die Möglichkeit, dass solche neben den Melanophoren und Xanthophoren vorkommen. Dass jedoch tatsächlich nirgends Zellen vorhanden sind, deren Natur fraglich ist, und die man als farblose Pigmentzellen deuten könnte, davon kann man sich mit Leichtigkeit überzeugen, indem man von Larven den Schwanz und Hautfetzen von Rumpf und Kopf in überlebendem Zustand mit starker Vergrösserung untersucht. Ich habe in dieser Weise zahllose Schwänze und Hautstücke, zumeist von weissen Larven kurz nach dem Ausschlüpfen, durchsucht und niemals derartige fragliche Zellen gefunden. Dass sie mir entgangen sein könnten, halte ich deshalb für ausgeschlossen, weil die Haut von frisch ausgeschlüpften Larven noch sehr einfach gebaut ist, so dass man nicht leicht Zellen übersehen kann, und ausserdem, weil die Haut derartig durchsichtig ist, dass jede einzelne Zelle klar zu erkennen ist.

Kommen demnach farblose, d. h. solche Pigmentzellen, die die Fähigkeit zur Pigmentabscheidung ganz verloren haben, nicht vor, so bleibt noch die Möglichkeit, dass diese Fähigkeit bei den

Pigmentzellen beider Rassen verschieden stark ausgebildet ist. Diese Verschiedenheit müsste äusserlich durch einen verschiedenen Pigmentgehalt der Zellen sichtbar werden. Um Pigmentzellen in dieser Hinsicht exakt miteinander zu vergleichen, müsste man die Pigmentkörnchen zählen und ihre Grösse messen. Diese Art der Untersuchung ist aber bei der geringen Grösse der Körnchen unmöglich. Darum muss ich mich vorläufig begnügen, die Zellen nach ihrem Gesamtaussehen zu beurteilen.

Bei den Larven beider Rassen kommen ausser dunkelschwarzen Melanophoren (Abb. 20 und 40) hellere, graue Zellen vor (Abb. 27 und 38). Man könnte den Unterschied beider Zellformen darin suchen, dass vielleicht die Pigmentkörnchen in den helleren Zellen weniger dicht gelagert sind oder dass sie bei relativ gleicher Zahl (d. h. bei gleicher Zahl in der gleichen Plasmamenge) kleiner sind, als in dunklen Zellen, d. h. es wäre möglich, dass der relative Pigmentgehalt der hellsten Zellen (bezogen auf das Volumen der Zelle) am geringsten ist. Es wäre aber auch möglich, dass der Unterschied im Aussehen der dunklen und hellen Zellen lediglich auf verschiedener Dicke der Zellfortsätze, also auf der Dicke der vom Licht passierten Pigmentschicht beruht. Im letzteren Falle würde nur eine Verschiedenheit der absoluten Pigmentmasse, nicht der relativen, vorliegen. Eine Möglichkeit, diese Frage zu entscheiden, sehe ich nicht. Doch verliert sie für uns dadurch an Bedeutung, dass bei beiden Rassen dunkle und hellere Zellen nebeneinander vorkommen.

Noch weniger als bei den Melanophoren lässt sich bei Xanthophoren etwas über die Grösse oder Dichte der Körner aussagen; denn die gelben Lipochromkörnchen sind wegen ihrer helleren Färbung und ihres starken Glanzes der Beobachtung noch schwerer zugänglich als die Melaninkörnchen.

Die Frage, ob die Fähigkeit, Pigmentkörner abzuscheiden, bei den Pigmentzellen der schwarzen und hellen Axolotl verschieden stark ausgebildet ist, können wir also nicht mit vollkommener Sicherheit beantworten. Man kann nur soviel sagen, dass keine Bilder vorliegen, welche zugunsten der Annahme eines solchen Unterschiedes gedeutet werden könnten. Im Gegenteil spricht die Tatsache, dass bei keiner Rasse Pigmentzellen vorkommen, die diese Fähigkeit ganz oder auch nur in sehr erheblichem Maße eingebüsst haben, gegen diese Annahme.

V. Kapitel. Die Zahl der Pigmentzellen.

Um etwaige Rassenverschiedenheiten in der Zahl der Pigmentzellen festzustellen, musste ich diese bei schwarzen und hellen Larven zählen.

Sollte ein einwandfreier Vergleich möglich sein, dann durften nur gleich grosse Larven [1]) benutzt werden. Zweitens wäre es wünschenswert gewesen, jedesmal die Gesamtzahl der Pigmentzellen in der ganzen Larve zu kennen. Die erste Forderung habe ich erfüllt, soweit es bei dem zur Verfügung stehenden Material anging. Die zweite erschien dagegen undurchführbar, da eine mehrmonatige Arbeit nötig sein würde, um alle Pigmentzellen einer einzigen Larve zu zählen.

Infolgedessen habe ich bei jeder Larve nur die Pigmentzellen eines bestimmten, des zwischen Augen und Kiemenfähnchen liegenden, Körperabschnitts gezählt. In diesem Teil ist eine verhältnismässig grosse Zahl von Pigmentzellen enthalten, da sich bei allen Larven (schwarzen und hellen) auf dem Kopfrücken hinter den Augen eine starke Pigmentansammlung findet. Man wird annehmen dürfen, dass die Zahl der hier gelegenen Pigmentzellen innerhalb jeder Rasse nicht in grösserem Maße schwankt als die Gesamtzahl der Pigmentzellen, da nach meinen Erfahrungen bei stärkerer oder geringerer Ausbildung dieser Pigmentansammlung auch die übrige Zeichnung stärker oder geringer ausgebildet ist.

Daher kann man das hier gefundene Zahlenverhältnis zwischen den verschiedenen Pigmentzellarten wohl für die ganzen Larven gelten lassen. Anders ist es mit den absoluten Zahlen. Der durchzählte Körperabschnitt ist bei beiden Rassen eine besonders pigmentzellenreiche Stelle. Bei den Schwarzen sind diejenigen Körperteile, welche ausser diesem Abschnitt noch Pigmentzellen enthalten, wie aus den Abbildungen (3 und 5) ohne weiteres hervorgeht, viel grösser als bei Hellen. Selbst dann, wenn in dem durchzählten Kopfabschnitt bei beiden Rassen gleichviel Pigmentzellen lägen, müssten also die Schwarzen im ganzen Körper eine grössere Zahl davon besitzen. Wenn aber schon in dem untersuchten Teil Zahlenverschiedenheiten aufträten zuungunsten der Hellen, so wäre anzunehmen, dass die Gesamtzahlen der ganzen Larven in noch höherem Grade verschieden wären.

Da die Kerne, die als Vertreter der Zellen gezählt werden mussten, am Totalpräparat oft nicht deutlich und viele sehr tief

[1]) Im Winter schlüpfen die Larven 4—6 Wochen nach dem Ablaichen aus, im Sommer dagegen bei günstigem Wetter 10 Tage danach. Da auch Larven vom selben Laich sehr verschieden schnell wachsen, kann nicht das Alter, sondern nur die Länge der Tiere als Maßstab dienen, wenn man Larven vom gleichen Stadium braucht.

im Bindegewebe gelegene Pigmentzellen am Totalpräparat überhaupt nicht zu sehen sind, habe ich die Zählungen an Querschnitten vorgenommen. Diese ermöglichen auch ohne weiteres eine sichere Abtrennung eines bestimmten Bezirks. Ich habe immer die Pigmentzellen vom ersten Schnitt hinter den Augen bis zum letzten, auf dem noch keine Kiemenfähnchen getroffen waren, gezählt.

Der einzelne Kern ist fast stets auf mehrere Schnitte verteilt. Damit er trotzdem nur einmal gerechnet wurde, habe ich in jedem Fall durch Vergleich festgestellt, ob er schon auf dem vorhergehenden Schnitt getroffen und daher gezählt worden war oder nicht. Diese Arbeit war zwar sehr zeitraubend; aber sie war immer durchführbar, so dass die gefundenen Zahlen, da nur Schnittserien von gut konservierten Larven benutzt wurden und da die Melanophoren sowohl wie die Xanthophoren stets sicher kenntlich sind, richtig sein müssen, abgesehen von sehr kleinen Fehlern, die durch Versehen herbeigeführt worden sein können.

Verwechslungen der Pigmentzellen mit anderen Zellformen, welche die Zählungen fehlerhaft machen würden, sind ausgeschlossen, da den Melanophoren ähnliche Zellen nicht vorkommen und die Xanthophoren durch ihre Gestalt, die mit Dahlia gefärbten Körnchen und durch Anwesenheit von nur sparsam verstreuten Melaninkörnchen stets sicher gekennzeichnet sind.

In der beigegebenen Tabelle I habe ich ausser den gefundenen Zahlen Angaben über Abstammung und Grösse der benutzten Larven zusammengestellt.

Aus der zweiten Vertikalreihe ist ersichtlich, welche Larven von gleicher Abstammung sind. Jeder Buchstabe bedeutet ein Elternpaar. In der dritten Reihe habe ich die Länge der untersuchten Larven, die in konserviertem Zustand gemessen wurden, angegeben. Teils weil anfangs die Absicht bestand, verschiedene Stadien zu vergleichen, ein Plan, der aus Zeitmangel vorläufig aufgegeben werden musste, teils weil Larven von der gewünschten Grösse fehlten, sind die Larven verschieden gross. Dieser Umstand wird bei den aus den Zahlen zu ziehenden Schlüssen gebührend berücksichtigt werden.

In der Tabelle habe ich dann weiterhin die Gesamtzahl der Pigmentzellen (X + M), die Zahl der Xanthophoren (X), die Gesamtzahl der Melanophoren (M), die Zahl der im Bindegewebe, dicht

unter der Coriumanlage und in tieferen Schichten gelegenen (M b) und die der epidermalen (M ep) aufgeführt. Zuletzt habe ich noch angegeben, wieviel Xanthophoren bei den einzelnen Tieren auf 100 Melanophoren überhaupt und wieviel auf 100 im Bindegewebe gelegene Melanophoren kommen.

Tabelle I.

I. Nr.	II. Abst.	III. mm lg.	IV. X + M	V. X	VI. M	VII. M b	VIII. M ep	IX. $\frac{100\,X}{M}$	X. $\frac{100\,X}{M\,b}$
				Schwarze Larven.					
1	A	10,0	470	255	215	149	66	119	171
2	B	10,2	456	278	178	148	30	156	188
3	B	10,2	624	340	284	216	68	120	157
4	B	10,2	437	221	216	162	54	102	136
5	A	11,0	1000	557	443	269	174	126	207
				Schecklarven.					
6	A	11,0	450	295	155	152	3	190	194
7	A	11,0	343	210	133	132	1	158	159
				Weisse Larven.					
8	C	10,5	322	232	90	90	0	258	258
9	T	11,2	702	436	266	263	3	164	164
10	T	11,2	634	408	226	225	1	181	181

Betrachtet man die bei den schwarzen Larven gefundenen Zahlen, so fallen in allen Rubriken grosse Schwankungen auf, die nur zum Teil auf die Grössenverschiedenheit zurückgeführt werden dürfen. Dass die Zahl der Pigmentzellen auch bei gleich grossen Tieren von gleicher Abstammung (Ex. 2—4) sehr verschieden ist, weist auf eine grosse Variationsbreite hin.

Wie zu erwarten war, hat die grössere Larve (Ex. 5) bedeutend mehr Pigmentzellen als die kleineren. Nicht nur die Gesamtzahl ist grösser, sondern alle Pigmentzellsorten, Xanthophoren und Melanophoren, von diesen die im Bindegewebe gelegenen sowohl als die epidermalen, sind zahlreicher als bei den kleineren. Diese Tatsache kommt auch darin zum Ausdruck, dass die relative Zahl der Xanthophoren (bezogen auf 100 Melanophoren überhaupt) dieselbe (126) ist wie im Durchschnitt bei den kleineren Tieren ($\frac{100\,X}{M}$ ist bei den Ex. 1—4 im Durchschnitt = 124,25).

Während das Verhältnis von Xanthophoren zu Melanophoren überhaupt bei der grössten schwarzen Larve (Ex. 5) dasselbe ist wie bei den kleineren (Ex. 1—4), ist bei ihr die Zahl der Xanthophoren im Verhältnis zu 100 Bindegewebsmelanophoren (Kolumne X: 207) grösser als bei jenen ($\frac{100\,X}{M\,b}$ ist bei Ex. 1—4 im Durchschnitt: = 163). Doch kann man daraus wegen des geringen Unterschiedes, der in dieser Hinsicht zwischen Ex. 5 und Ex. 2 (207 und 188) besteht, und in Anbetracht der grossen Variabilität keine weiteren Schlüsse ziehen. Immerhin stimmt dieser Befund gut damit überein, dass die epidermalen Melanophoren später auftreten als die im Bindegewebe, so dass wenigstens eine gewisse Zeit lang die relative Zahl der ersteren wachsen muss.

Das hauptsächliche Resultat der Zählungen bei den schwarzen Larven ist vorläufig, dass die Zahl der Xanthophoren grösser ist als die der Melanophoren. Das zwischen beiden Zellarten bestehende Zahlenverhältnis ist wie die übrigen Zahlen sehr verschieden gross; es schwankt zwischen 156/100 und 102 100 (Ex. 2 und 4, Kolumne IX).

Von hellen Tieren wurden zwei Schecklarven und drei weisse Larven untersucht. Die ersteren entstammen dem oben (S. 160) erwähnten Laich, von dem sechs erwachsene Schecken noch erhalten sind und dessen Larven der Beschreibung der Zeichnung zugrunde gelegt wurden. Eine weisse Larve (Ex. 8) stammt von zwei weissen Tieren des hiesigen Instituts.[1]) Die beiden anderen weissen Larven (Ex. 9 und 10) entstammen einer rein weissen Zucht des Tübinger Zoologischen Instituts. Da in derselben noch niemals Schecken aufgetreten sind, müssen sie als rein weiss gelten; die Zeichnung der Tübinger Larven wurde oben erwähnt (S. 159).

Bei den Schecken finden wir dieselben Erscheinungen wie bei den Schwarzen. Obwohl die beiden Larven (Ex. 6 und 7) gleich lang und von gleicher Abstammung waren (Vertikalreihe III und II), ist die Zahl ihrer Pigmentzellen, sowohl die der Xanthophoren als die der Melanophoren, sehr verschieden. Dass auch die relativen Zahlen der Xanthophoren ziemlich verschieden sind (Reihe IX: 190 und 158), ist bei den grossen Schwankungen, die wir bei den Schwarzen kennen gelernt haben, nicht ver-

[1]) Da diese beide Kinder eines Schecken sind, so ist die Möglichkeit vorhanden, dass das untersuchte Tier, obwohl beide Eltern weiss sind, eine Schecklarve ist, da ja die Vererbungsweise der Scheckung bei Axolotln noch nicht genügend bekannt ist.

wunderlich. Nun ist allerdings ein um so grösseres Material wünschenswert, je mehr die zu untersuchenden Objekte variieren. Aber auch aus den wenigen Zählungen, auf die ich mich wegen der Langwierigkeit der Untersuchung vorläufig beschränken musste, wird man folgende Schlüsse ziehen können.

Erstens ist die absolute Zahl der Pigmentzellen bei den Schecken kleiner als bei Schwarzen, und zwar sowohl die Zahl der Xanthophoren als auch die der Melanophoren. Die Zahlen der Schecken dürfen allerdings ohne weitere Voraussetzungen nur mit denen der gleich langen Larve 5 verglichen werden, welche mehr als zweimal soviel Pigmentzellen hat als die Schecken (1000:450 bezw 343). Wenn auch die übrigen Schwarzen, mit einer Ausnahme (Ex. 4: 437), mehr Pigmentzellen aufweisen, obwohl sie bedeutend kleiner sind, so wird es dadurch nur noch gewisser, dass die Pigmentzellen im Durchschnitt bei Schwarzen zahlreicher sind. Es kommt noch hinzu, dass aus vorher dargelegten Gründen (S. 179) der Unterschied noch viel stärker hervortreten müsste, wenn man nicht bloss eine Stelle am Kopf, sondern den ganzen Körper durchzählen würde.

Als zweite Verschiedenheit in der Zahl der Pigmentzellen ist festzustellen, dass die Xanthophoren (gegenüber den Melanophoren) bei den Schecken relativ häufiger sind als bei den Schwarzen (Vertikalreihe IX). Da die relative Zahl der Xanthophoren bei den Schwarzen zwar variiert, aber so, dass die Zahl der grösseren Larve gerade in der Mitte liegt (der Durchschnittswert von Ex. 1—5: 124,6 stimmt annähernd mit der Zahl der von Ex. 5: 126 überein), so wird man in dieser Hinsicht die Schecken trotz der Grössenunterschiede mit allen Schwarzen vergleichen dürfen. Es ergibt sich: bei den Schecken entsprechen 100 Melanophoren durchschnittlich 174 Xanthophoren, bei den Schwarzen dagegen der gleichen Anzahl von Melanophoren nur 125 Xanthophoren.

Drittens ist anzuführen, dass die Schecken fast gar keine Epidermis-Melanophoren haben (nach Vertikalreihe VIII: 3 und 1), deren Zahl bei der schwarzen Larve 5 ziemlich gross ist (174). Aber auch die kleineren schwarzen Larven haben schon bedeutend mehr epidermale Melanophoren (30—68).

Die weissen Larven finden wir zum Teil übereinstimmend mit den Schecken. Die Zahl der Pigmentzellen ist wiederum kleiner

als bei den Schwarzen (Vertikalreihe IV). Die weisse Larve 8 hat sogar weniger Pigmentzellen als die kleineren schwarzen Larven Nr. 1—4. Die Pigmentzellenzahl der beiden anderen weissen Larven (702 und 634) bleibt hinter der der schwarzen Larve 5 bedeutend zurück, obwohl die Larven noch grösser sind. Dass sie die übrigen schwarzen Larven an Pigmentzellenzahl übertreffen, ist bei dem Grössenunterschied nicht merkwürdig. Verwunderlich ist allerdings der auffällige Unterschied der Pigmentzellenzahl zwischen den Schecken und den letztgenannten Weissen (450, 343 — 702, 634). Für diesen Unterschied kann man sicher nur zum Teil den geringen Grössenunterschied verantwortlich machen. Zum Teil muss man ihn aber wohl mit der individuellen Variabilität in Zusammenhang bringen, wie eine solche auch bei den schwarzen Larven besteht.

Die relative Zahl der Xanthophoren ist bei den Weissen ebenfalls grösser als bei den Schwarzen und stimmt mit der bei den Schecken im ganzen überein. Bei einer Larve (Ex. 8) ist sie sogar noch erheblich grösser als bei diesen.

Die Zahl der epidermalen Melanophoren ist wie bei den Schecken sehr niedrig. Mithin lassen sich zwischen Weissen und Schecken in Hinsicht auf die Zahl der Pigmentzellen auf Grund des vorliegenden Materials keine wesentlichen Verschiedenheiten erkennen.

Als Hauptunterschiede zwischen den Dominierenden (Dunkeln) und den Rezessiven (Hellen, d. h. Schecken und Weissen) sind zu nennen:

1. Die Xanthophoren sowohl wie die Melanophoren sind bei den Dominierenden, wenn man Tiere von gleicher Länge ins Auge fasst, zahlreicher. Dies geht insbesondere daraus hervor, dass eine 11 mm lange schwarze Larve (Nr. 5) mehr als doppelt so viel Pigmentzellen aufweist, als zwei gleich grosse Schecklarven (Nr. 6 und 7) und ungefähr anderthalb mal soviel als zwei etwas grössere weisse Larven (Nr. 9 und 10), und ferner daraus, dass die 11 mm langen Schecklarven (Nr. 6 und 7) im Durchschnitt eine wesentlich geringere Zahl aufweisen als vier nur 10 und 10,2 mm lange schwarze Larven (Nr. 1—4). Es ist dabei zu beachten, dass sich frisch ausgeschlüpfte Larven, wie die grosse Zahl der beobachteten Mitosen zeigt, durch sehr rasche Zellvermehrung auszeichnen, so dass schon geringe Grössenunterschiede

mit einer beträchtlichen Vermehrung der einzelnen Zellformen verbunden sein müssen.

2. Die Xanthophoren sind bei den Rezessiven im Verhältnis etwas häufiger (bezogen auf die gleiche Anzahl von Melanophoren) als bei den Dominierenden.

3. Die epidermalen Melanophoren, die bei den Dominierenden ziemlich zahlreich sind, fehlen den Rezessiven fast ganz.

VI. Kapitel. Die Grösse der Pigmentzellen.

Nunmehr komme ich zu der Frage, ob die Pigmentzellen der beiden Rassen durch ihre Grösse verschieden sind. Bei der Untersuchung der Zellformen gewann ich den Eindruck, dass die Pigmentzellen der Schwarzen die der Hellen an Grösse übertreffen. Dasselbe scheinen mit gleicher Vergrösserung hergestellte, also unmittelbar vergleichbare Zeichnungen zu beweisen; man vergleiche Abb. 21, 22 mit 38—41 und 43—45. Freilich kommen auch bei Schwarzen sehr kleine Pigmentzellen (Abb. 33, 34) vor, solche scheinen aber weniger zahlreich zu sein als bei den Schecken, während umgekehrt bei den Schecken die Zellen niemals so gross werden dürften, wie die grössten der Schwarzen.

Zur Entscheidung dieser Frage wäre eine möglichst genaue Messung der Pigmentzellengrösse bei beiden Rassen notwendig. Nun ist es aber völlig ausgeschlossen, das Volumen der Pigmentzellen zu bestimmen, weil ihre Gestalt dazu viel zu unregelmässig ist. Man könnte vielleicht am Totalpräparat die zwei grössten Ausdehnungen des Ausläufernetzes messen und das Produkt derselben als Maßstab für das Zellvolumen benutzen, wenn nicht auch in der Beschaffenheit des Ausläufernetzes zu grosse Verschiedenheiten vorhanden wären. Bald kann man von einem Ausläufernetz überhaupt kaum sprechen (Abb. 22), da die Verzweigungen sehr gering sind; bald ist das Netz so dicht (Abb. 36), dass es eine ununterbrochene Fläche zu sein scheint. Ausserdem sind die das Netzwerk bildenden Ausläufer bald sehr fein und schmal (Abb. 27, 29, 37), bald verhältnismässig breit (Abb. 20 und 21), so dass der vom Ausläufernetz erfüllte Raum schon deshalb nicht als Maßstab für die Zellgrösse dienen könnte.

Somit bleibt nur ein Ausweg. Nach R. Hertwigs Lehre von der Kernplasmarelation (Biolog. Zentralblatt 23, Bd. 1903 und Arch. f. Zellforsch., Bd. I, 1908) besteht bei jeder Zellart unter

gleichbleibenden Bedingungen ein konstantes Verhältnis zwischen der Kern- und Plasmamasse. Ich kann hier nicht nebenbei untersuchen oder auch nur erörtern, ob diese Annahme für unseren Fall begründet ist oder nicht, sondern möchte sie einstweilen für richtig halten und meiner eigenen Untersuchung nutzbar machen, da sie von Hertwig, der sich ausser auf eigene Untersuchung, hauptsächlich auf Versuche von Gerasimoff und Boveri stützt, eingehend begründet und später von Boveri (Zell-Studien Heft 5, Jena 1905) bestätigt worden ist. Wenn aber zwischen Kern und Plasma ein bestimmtes Verhältnis besteht, kann die Kerngrösse als Indikator der Zellgrösse dienen. Dieses Umstandes habe ich mich bedient. Da die Pigmentzellen durch ihre ungünstige Form der unmittelbaren Messung unzugänglich sind, habe ich ihre Kerne gemessen; denn es kommt nicht auf die Kenntnis der absoluten Grösse der Zellen, sondern nur auf einen Vergleich der beiden Rassen in dieser Hinsicht an. Nach der Lehre von der Kernplasmarelation hat man ja anzunehmen, dass das Verhältnis k/p für eine bestimmte Zellart bei einer bestimmten Tierart unter gleichbleibenden Bedingungen konstant ist. Natürlich ist es möglich, dass dieser Quotient für dieselbe Zellgruppe bei anderen Tierarten ein anderer ist; ebenso kann man sich aber denken, dass dieser Quotient für dieselbe Zellart (z. B. Chromatophoren) bei mehreren zu einer Art gehörigen Rassen (z. B. schwarzen und hellen Axolotln) verschieden gross ist. In diesem Falle könnte die Kerngrösse bei einem Vergleich der Rassen nicht als Maßstab für die Zellgrösse dienen. Auf diese Möglichkeit komme ich unten zurück (S. 199 unten).

Anfangs habe ich die Kerngrösse auf eine sehr einfache Weise festzustellen gesucht, indem ich am Totalpräparat vom überlebenden Schwanz Länge und Breite der Pigmentzellkerne mit dem Okularmikrometer mass. Um die Messungen möglichst genau werden zu lassen, benutzte ich eine starke Vergrösserung; Zeiss Comp.-Ocular 12 und Reichert Objektiv 6a†. Ein stärkeres Objektiv konnte bei der Dicke des Präparats nicht angewandt werden.

Die Gestalt der Kerne ist oftmals sehr unregelmässig gelappt (Abb. 26, 35 und 40 links); solche Kerne habe ich nicht berücksichtigt, sondern nur diejenigen von regelmässiger, ovaler Gestalt (Abb. 29, 40 rechts, 42, 43) gemessen.

Diese Methode hat hauptsächlich zwei Mängel. Erstens bleibt die dritte Dimension der Kerne unberücksichtigt, da uns als Maßstab für die Kerngrösse das Produkt aus Länge und Breite dient. Es ist freilich wahrscheinlich, dass Kerne, die in der Flächenansicht eine regelmässige, ovale Gestalt zeigen, auch einen regelmässigen Querschnitt haben. Aber der dritte ungemessene Durchmesser wird bald grösser, bald kleiner gewesen sein als die gemessene Breite. Da die Grösse der dritten Achse unbekannt bleibt, ist von vornherein eine Berechnung der Kernoberfläche ausgeschlossen, die allein nach Boveris Untersuchungen bei Seeigellarven (Zell-Studien Heft 5, Jena 1905, S. 43) als zuverlässiger Maßstab für die Zellgrösse dienen kann; denn die Kernoberfläche, nicht das Kernvolumen, ist der Zellgrösse proportional. Trotzdem wird man mit Hilfe des Produktes aus Länge und Breite, als Maßstab für die Kerngrösse, und damit für die Zellengrösse, imstande sein, wenigstens zu entscheiden, ob sich die schwarzen und hellen Axolotl in dieser Hinsicht überhaupt unterscheiden. Eine genaue Berechnung des Verhältnisses zwischen der Zellgrösse der beiden Rassen ist natürlich so nicht möglich.

Der zweite Fehler dieser Methode beruht darauf, dass immer nur eine verhältnismässig geringe Anzahl von Kernen gemessen wurde, weil alle unregelmässig geformten unberücksichtigt blieben. Nun kann man sich aber kaum denken, dass bei den Schwarzen gerade die grösseren Kerne häufiger eine regelmässige Gestalt haben und die kleineren eine unregelmässige, und dass es sich bei den Schecken umgekehrt verhielte. Darum ist es wahrscheinlich, dass dieser Fehler beim Vergleich der Rassen mindestens nur von geringer Bedeutung ist.

Messungen dieser Art habe ich an vier schwarzen und zwölf Schecklarven vorgenommen; weisse Larven standen mir damals nicht zur Verfügung.

In der folgenden Tabelle (Nr. II) habe ich in der II. Vertikalreihe zunächst die Längenmaße der benutzten Larven angegeben. Aus denselben ist zu ersehen, dass die Tiere nicht genau gleich gross sind. Doch sind die Grössenverschiedenheiten sehr gering — der grösste Unterschied beträgt 0,6 mm — und zweitens ist die Durchschnittsgrösse der Schwarzen und Schecken fast genau die gleiche (13,38 und 13,27 mm).

Tabelle II.

Schwarze Larven.

I.	II.	III.	IV.	V.	VI.
Nr.	mm lg.	Produkt kleinstes	Produkt grösstes	Produkt mittleres	Zahl der gemessenen Kerne
11	13,2	32,0	110,0	66,2	42
12	13,3	40,0	110,0	72,6	53
13	13,4	35,0	120,0	72,6	35
14	13,6	40,5	180,0	64,5	60
Durchschnitt:	13,38		Durchschnitt:	68,6	
				= 317,25 μ^2	

Schecken-Larven.

I.	II.	III.	IV.	V.	VI.
Nr.	mm lg.	Produkt kleinstes	Produkt grösstes	Produkt mittleres	Zahl der gemessenen Kerne
15	13,0	44,0	75,0	60,6	16
16	13,1	35,0	77,0	56,7	14
17	13,2	32,0	99,0	63,9	19
18	13,2	34,0	68,0	55,4	14
19	13,2	24,0	78,0	51,7	8
20	13,3	40,0	60,0	50,6	11
21	13,3	36,0	80,0	48,5	14
22	13,3	30,0	80,0	54,6	12
23	13,3	32,0	55,0	45,0	20
24	13,3	28,0	91,0	50,8	24
25	13,4	35,0	77,0	53,5	20
26	13,6	36,0	71,5	50,9	11
Durchschnitt:	13,27		Durchschnitt:	53,6	
				= 247,88 μ^2	

Die Zahl der bei jedem Tier gemessenen Kerne habe ich in der letzten Spalte (VI) mitgeteilt, weil je nach der Grösse dieser Zahl den Durchschnittsmaßen ein verschiedener Wert zukommt. Natürlich fanden sich bei den Schwarzen mehr Kerne von regelmässiger, messbarer Gestalt, entsprechend ihrem grösseren Reichtum an Pigmentzellen überhaupt. Darum habe ich die Kerne bei einer grösseren Anzahl von Schecken gemessen, damit die

Gesamtzahl der bei jeder Rasse gemessenen Kerne annähernd übereinstimmte, um so einen Vergleich der Durchschnittswerte zu ermöglichen. Ich habe von jeder Larve das kleinste, grösste und das durchschnittliche Produkt mitgeteilt, und zwar stellen die Zahlen das direkte Produkt der in Einheiten des Ocularmikrometers (bei der oben mitgeteilten Vergrösserung) ausgedrückten Länge und Breite dar. Nur die Durchschnittswerte habe ich in μ umgerechnet. Bei Benutzung von Zeiss Comp.-Ocular 12, Reichert Obj. 6a, Tubus bis 160 ausgezogen, entspricht ein Teilstrich des Ocularmikrometers 2,1505 μ. Also erhält man die Werte in μ durch Multiplikation der Produkte mit $2{,}1505^2$.

Betrachten wir die schwarzen Larven, so zeigen die Zahlen, dass bei jeder Larve bedeutende Schwankungen auftreten; das grösste gefundene Produkt (180) ist fast sechsmal so gross als das kleinste (32). Die Durchschnittswerte (Kolumne V) sind dagegen nur wenig verschieden.

Bei den Schecken sind die Differenzen zwischen den grössten und kleinsten Werten nicht so gross, wie bei den Schwarzen; das kommt hauptsächlich daher, dass auch ihre grössten Kerne bei den meisten Larven beträchtlich hinter den grössten der Schwarzen zurückbleiben, während ihre kleinsten nicht viel kleiner sind als die der Schwarzen. Dass die Durchschnittswerte bei ihnen in höherem Maße schwanken (zwischen 64 und 45), ist wohl darauf zurückzuführen, dass hier jeder Durchschnittszahl eine geringere Zahl von Messungen zugrunde liegt.

Aus den Messungen geht hervor, dass die Kerne der Schwarzen im Durchschnitt (68,8 = 317,25 μ^2) grösser sind, als die der Schecken (53,6 = 247,88 μ^2). Diese Verschiedenheit beruht wesentlich darauf, dass die Kerne der Schecken niemals solche Grösse erreichen wie die der Schwarzen in vielen Fällen, während sehr kleine Kerne bei beiden Tieren vorhanden sind.

Es ist aber wichtig, dass die beiden Rassen nicht durch eine unüberbrückte Kluft getrennt sind. Sondern so wie der grösste bei Schecken gefundene Durchschnittswert (63,9) an den kleinsten bei den Schwarzen beobachteten (64,5) heranreicht, so steht auch der grösste bei den Schecken überhaupt gefundene Kern (99) nur wenig hinter den grössten Werten der schwarzen Larven Nr. 11—13 (110, 120) zurück. Das bei Nr. 14 erhaltene grösste Produkt (180) ist vielleicht auch bei den Schwarzen als

eine seltene Ausnahme zu betrachten, da das nächstgrössere Produkt derselben Larve nur 110 beträgt. Doch weise ich hier besonders darauf hin, dass es keinen grossen Unterschied ausmacht, wenn man das grösste Produkt als Ausnahme bei der Berechnung unberücksichtigt lässt; der Durchschnittswert für diese Larve (Ex. 14) ist dann 62,5 und für alle schwarzen Larven 68,0 statt 64,5 und 68,6.

Diese Ergebnisse bestärkten mich natürlich in dem Glauben, dass die Pigmentzellen bei den Schwarzen durchschnittlich grösser sind als bei den Schecken.

Ebenso hat sich Herr Prof. Haecker in einer vorläufigen Mitteilung dieser Befunde (1912, Z. f. ind. Abst. u. Vererb., Bd. 8. Die dort mitgeteilten Maße für die Kernlänge bei den Pigmentzellen von schwarzen und hellen Larven entstammen den obigen Messungen.) für die Annahme eines Pigmentzellgrössenunterschiedes zwischen den beiden Axolotlrassen ausgesprochen.

Immerhin schien mir diese Tatsache noch nicht genügend bewiesen zu sein, darum habe ich weitere Messungen auf eine zuverlässigere Art angestellt.

Während ich es für unmöglich halte, es zu vermeiden, dass nur ein Teil der Kerne gemessen wird — denn ich kann mir nicht vorstellen, wie man das Volumen von gänzlich unregelmässig gelappten Kernen messen könnte — habe ich bei späteren Messungen auch die dritte Ausdehnung der Kerne berücksichtigt, um zuverlässigere Resultate zu erhalten.

Zu diesem Zweck habe ich mit einem guten Jungkschen Mikrotom Schnittserien von 5 μ durch den Kopf der Larven hergestellt. Die Dicke eines jeden Kerns berechnete ich aus der Zahl der Schnitte, auf die er verteilt war. Am genauesten konnte das bei solchen Kernen geschehen, die sich gerade durch einige Schnitte ganz hindurch erstreckten, wo also sowohl die vordere wie die hintere Endfläche des Kerns mit einer Schnittebene zusammenfiel. In diesem Fall ergab sich die Dicke einfach als das Produkt der Dicke und Zahl der Schnitte. Ich musste aber in bestimmten Fällen auch solche Kerne benutzen, bei denen diese Forderung nur zur Hälfte erfüllt war, wo nämlich nur die vordere oder die hintere Endfläche in eine Schnittebene fiel. Die Dicke des Kernrestes am entgegengesetzten Ende musste dann geschätzt werden. Um bei der Schätzung einen Anhalt zu haben, habe ich den betreffenden Schnitt langsam mit Hilfe der

Mikrometerschraube durchmessen. Diese Schätzungen gelingen nach einiger Übung mit grosser Sicherheit. Füllte der Kern z. B. drei Schnitte vollständig aus und reichte er noch mit einem Teil in einen vierten hinein, so bestand die Möglichkeit, dass er 16, 17, 18 oder 19 μ dick war, und es war dann bei einiger Übung sehr gut möglich, Fehler von beträchtlicher, d. h. über 1 μ hinausgehender, Grösse zu vermeiden.

Die Länge und Breite des Kerns habe ich auf eine, wie ich glaube, zuverlässigere Weise als mit dem Okularmikrometer, das ich zu den früheren Messungen benutzte, festgestellt, indem ich nach dem Vorgang von Boveri (Zell-Studien Heft 5, 1905) den Umriss der Kerne bei starker Vergrösserung mit der Kamera zeichnete und die Längen- und Breitenmaße der Zeichnung entnahm. Ich verwandte Reichert Ölimmersion $^1/_{12}$ und Zeiss Comp.-Ocular 12, Tubus auf 160 ausgezogen. Diese Linsen bewirken mit der Reichertkamera zusammen eine 2175fache Vergrösserung, so dass 1 mm in der Zeichnung = 0,46 μ ist. Mit diesem Faktor 0.46 habe ich die in der Zeichnung gefundenen Maße multipliziert, um die Länge und Breite in μ zu finden. Auch hier habe ich nur solche Kerne benutzt, die einen Durchschnitt von regelmässiger Form hatten, und die derart vom Messer getroffen waren, dass die Schnittrichtung parallel zu einer der Achsen verlief; das muss dann der Fall sein, wenn die einzelnen Schnitte des Kerns gleiche oder ähnliche Gestalt haben (Abb. 47). Das Volumen der Kerne lässt sich dann annähernd berechnen nach der Formel für ein Ellipsoid mit drei verschiedenen Achsen: $v = 4/3\ \pi\ a\ .\ b\ .\ c$, wobei a, b, c die Achsen sind. Ich habe der Einfachheit halber, weil es nur auf den Vergleich ankommt, den konstanten Faktor $4/3\ \pi$ unberücksichtigt gelassen und ausserdem das Produkt der drei Durchmesser (2a . 2b . 2c) berechnet, nicht der Achsen. Ich wies schon darauf hin, dass die Zellengrösse eine Funktion der Kernoberfläche, nicht des Kernvolumens ist. Trotzdem habe ich das letztere als Maßstab benutzt, weil die Berechnung der Oberfläche eines dreiachsigen Ellipsoids ungeheuer verwickelt, mit Hilfe der höheren Mathematik, geschieht. Bei der Besprechung der Resultate werde ich hieran erinnern.

Auch diese Methode ist keineswegs unbedingt zuverlässig. Aber soweit Fehlerquellen da sind, sind sie für beide Rassen in gleichem Maße vorhanden, so dass sie einen etwa konstant wieder-

kehrenden Unterschied zwischen schwarzen und hellen Axolotln nicht erklären würden.

Ich teile in Tabelle III Angaben über Abstammung und Grösse der so untersuchten Larven (Nr. 27—35, 9 und 10) mit und in Tabelle IV—VI die Originalzahlen für die Produkte aus den Durchmessern der Kerne. Es folgt in Tabelle VII eine Zusammenstellung der bei jeder Larve gefundenen grössten und durchschnittlichen Werte. Tabelle VIII enthält eine Zusammenstellung der Durchschnittswerte durch die Zahlen aller gemessenen Kerne jeder Pigmentzellklasse bei beiden Rassen.

Die Abstammung habe ich in Tabelle III in derselben Weise wie in Tabelle I (S. 180 unten) durch Buchstaben angegeben, und zwar bedeuten in beiden Tabellen wiederkehrende Buchstaben an beiden Stellen dasselbe Elternpaar.

Über die Herkunft der schwarzen Larven ist nichts zu bemerken. Unter den Schecken ist ein Tier (Ex. 33), das dem mehrfach erwähnten Laich (S. 160) von einem schwarzen und einem weissen Elterntier entstammt. Die anderen Larven (Ex. 31, 32 und 33) sind die Nachkommen zweier rein weisser Tiere, von denen eins von einem Schecken abstammt. Es mag mit dem letzteren Umstand zusammenhängen, dass sie in ihrer Zeichnung vollkommen typischen Schecklarven glichen, weshalb ich sie ohne Rücksicht auf die Abstammung in den Tabellen als Schecken aufgeführt habe. Die weisse Larve 35 ist gleicher Herkunft wie die zur Zählung verwandte Nr. 8: sie besitzt also ebenfalls in ihrer Aszendenz einen Schecken (vgl. die oben S. 182 gemachte Bemerkung), hatte aber im wesentlichen die Zeichnung rein weisser Larven. Die beiden anderen weissen Larven 9 und 10 sind identisch mit den unter gleicher Nummer im 4. Kapitel angeführten: sie entstammen einer Tübinger rein weissen Zucht.

Die meisten Tiere waren 10,2 mm lang; nur einige grösser: zwei Schecken (Ex. 33 und 34) 11 mm und zwei weisse (9 und 10) 11,2 mm lang.

Tabelle III.

Schwarze			Schecken			Weisse		
Nr.	Abst.	mm lg.	Nr.	Abst.	mm lg.	Nr.	Abst.	mm lg.
27	B	10,2	31	E	10,2	35	C	10,2
28	B	10,2	32	E	10,2	9	T	11,2
29	D	10,2	33	A	11,0	10	T	11,2
30	A	10,2	34	E	11,0			

Tabelle IV. Kerngrösse bei Schwarzen.

1. Xanthophoren.

27. 8a.b.c		28. 8a.b.c		29. 8a.b.c		30. 8a.b.c		30. 8a.b.c	
	1680		1270		620		610		3370
	1780		1640		860		1280		3520
	1840		1790		980		1370		3750
	1890		1860		1000		1480		3900
5	1980	5	1860	5	1150	5	1580	30	6160
	2030		1870		1290		1740		
	2130		1930		1370		1840		
	2200		1940		1440		1860		
	2230		2060		1560		1860		
10	2290	10	2110	10	1570	10	1880		
	2540		2400		1580		1940		
	2570		2400		1590		1980		
	2680		3480		1680		2000		
	2760		4380		1830		2020		
15	2790	15	6400	15	1850	15	2110		
	2840				2180		2160		
	3030				2190		2290		
	3220				2220		2440		
	3230				2240		2480		
20	3270			20	2280	20	2620		
	5080				2440		2650		
					2570		2680		
							2830		
							3310		
						25	3310		

2. Melanophoren.

27. 8a.b.c		28. 8a.b.c		29. 8a.b.c		30. 8a.b.c	
	1290		820		690		660
	1360		890		910		860
	1450		1200		910		880
	1520		1200		980		900
5	1710	5	1300	5	1090	5	940
	1720		1310		1180		1000
	1730		1380		1230		1110
	1900		1380		1230		1170
	1960		1440		1240		1210

27. 8a.b.c		27. 8a.b.c		28. 8a.b.c		29. 8a.b.c		30. 8a.b.c	
10	2020	25	2790	10	1480	10	1240	10	1240
	2030		2900		1630		1270		1240
	2100		3150		1920		1300		1290
	2280		3220		1940		1380		1310
	2360		3450		2130		1400		1330
15	2440	30	3470	15	2310	15	1470	15	1360
	2450		3620		2340		1580		1370
	2530		5050		2550		1730		1420
	2610		5600		2560		1940		1440
	2630				2570		2120		1630
20	2660			20	2600	20	2560	20	1640
	2670				2770		3310		1700
	2700				3110				2030
	2730				3350				2140
	2740								2280
								25	2430
									2620

Tabelle V. Kerngrösse bei Schecken.

1. Xanthophoren.

31. 8a.b.c		31. 8a.b.c		32. 8a.b.c		33. 8a.b.c	
	770		1350		810		700
	850		1360		860		1010
	880		1370		890		1040
	910		1390		900		1190
5	990	25	1410	5	900	5	1220
	990		1420		950		1320
	990		1460		1090		1330
	1010		1480		1100		1380
	1050		1490		1110		1400
10	1050	30	1550	10	1130	10	1440
	1060		1580		1130		1450
	1070		1640		1140		1490
	1100		1640		1140		1560
	1140		1670		1290		1560
15	1190	35	1700	15	1330	15	1630
	1200		1740		1390		1680
	1200		2060		1410		1720
	1220		2530		1510		2420
	1270		2720		1540		2640
20	1300			20	1980	20	2650
							2800

2. Melanophoren.

31		31		32.		32.		33.		34	
8a.	b. c	8a.	b. c	8a.	b. c	8a.	b. c	8a.	b. c	8a.	b. c
	550		990		590		1070		840		440
	590		1000		610		1080		870		490
	710		1000		750		1170		950		610
	740		1050		820		1170		1000		610
5	740	20	1100	5	830	20	1210	5	1010	5	690
	790		1110		900		1220		1030		690
	790		1120		910		1240		1160		700
	810		1130		910		1260		1230		710
	850		1130		930		1270		1260		800
10	890	25	1140	10	940	25	1280	10	1270	10	860
	920		1170		1020		1390		1280		870
	930		1270		1030		1550		1320		870
	960		1410		1030		1720		1490		960
	970		1430		1060				1600		1010
15	980	30	1560	15	1060			15	1660	15	1040
									1930		1060
									2060		1090
											1100
											1140
										20	1150
											1260
											1490

Tabelle VI. Kerngrösse bei Weissen.

1. Xanthophoren.

35.		9.		10.	
8a.	b. c	8a.	b. c	8a.	b. c
	780		1610		990
	880		1670		1120
	920		1840		1180
	1040		1930		1280
5	1070	5	2020	5	1470
	1090		2030		1620
	1100		2220		1700
	1200		2320		1730
	1220		2330		1770
10	1240	10	2430	10	1780
	1280		2450		1780
	1280		2590		2050
	1350		2660		2280
	1360		2840		2340

35. 8a.b.c		9. 8a.b.c		10. 8a.b.c	
15	1570	15	2940	15	2540
	1620		3250		2680
	1800		3940		2710
	1800		5190		2920
	1890		5210		3030
20	2190	20	5460	20	3310
	2210				
	2350				

2. Melanophoren.

9. 8a.b.c		10. 8a.b.c		10. 8a.b.c	
	1200		720		1280
	1290		910		1320
	1740		1050		1370
	1800		1060		1380
5	1900	5	1080	15	1450
	2500		1160		1600
	2530		1160		1720
	2590		1180		1790
	2700		1190		1960
10	3260	10	1260	20	2070

Tabelle VII.

I.	II.	III.	IV.	V.	VI.	VII.
Nr.	Zahl der gemessenen		Produkt der grössten Kerne		Durchschnittswerte von (8a.b.c)	
	M	X	M	X	M	X
			Schwarze.			
27	33	21	5600	5080	2570	2570
28	23	15	3350	6400	1920	2490
29	21	22	3310	2570	1470	1570
30	26	30	2620	6160	1430	2430
			Schecken.			
31	30	39	1560	2720	990	1350
32	28	20	1720	1980	1070	1180
33	17	21	2060	2800	1290	1600
34	22	—	1490	—	890	—
			Weisse.			
35	—	22	—	2350	—	1420
9	10	20	3260	5460	2150	2850
10	21	20	2150	3310	1370	2010

Tabelle VIII.

I.	II.	III.	IV.	V.
	Zahl der gemessenen		Durchschnittswert von (8 a . b . c)	
	M	X	M	X
Schwarze	103	88	1910	2260
Schecken	97	80	1050	1380
Weisse	31	62	1630	2070
Helle (Schecken und Weisse) . .	128	142	1190	1680

Wie aus Tabelle IV—VI hervorgeht, schwankt die Kerngrösse bei allen Larven in hohem Maße. Der grösste Kern einer Larve ist stets mehr als doppelt so gross als der kleinste, in vielen Fällen, besonders bei Schwarzen, beträgt sein Volumen das Vielfache, in einem Fall (Tab. IV, 1, Ex. 30: 610 und 6160) das Zehnfache von dem des kleinsten Kerns. Es ist höchst merkwürdig, dass so beträchtliche Verschiedenheiten bei einer Larve vorkommen: es ist aber nicht an ihrem Dasein zu zweifeln, da sie viel zu gross sind, als dass sie durch Ungenauigkeiten der Methode vorgetäuscht werden könnten. Möglich ist nur, dass sie durch Fehler der Messung noch grösser erscheinen, als sie in Wirklichkeit schon sind. Im allgemeinen sind die Kerne von mittlerer Grösse am häufigsten.

Vergleicht man die Tiere untereinander, so sind bei Schwarzen, Schecken und Weissen und bei Melanophoren wie Xanthophoren grosse Unterschiede da. Obwohl die schwarzen Larven 27—30 gleich gross sind, schwanken bei Melanophoren die grössten Werte zwischen 5600 bei Nr. 27 und 2620 bei Nr. 30, und die mittleren Werte zwischen 2570 und 1430 (Tab. VII, Kolumne VI). Ebenso verhält es sich mit beiden Zellarten bei allen Tieren. Bei der verhältnismässig nicht sehr grossen Zahl von Messungen, die bei den einzelnen Tieren vorgenommen werden konnten, ist es natürlich nicht ausgeschlossen, dass die wirklichen Maximalzahlen sehr stark von den gefundenen abweichen. Es ist z. B. sehr gut möglich, dass auch bei der Larve 29 wie bei den anderen Schwarzen, in dem durchmessenen Kopfabschnitt Kerne vorkamen, deren Produkt aus den Durchmessern noch grösser war als 2570 μ^3, diese aber zufällig unregelmässige Gestalt hatten, oder beim Schneiden ungünstig getroffen worden waren. Umgekehrt ist sehr

wahrscheinlich, dass den Larven 27 und 28 in Wirklichkeit sehr kleine Kerne (von der Grösse 600 bis 1300), wie sie bei Ex. 29 und 30 gefunden wurden, nicht gefehlt haben, sondern dass sie aus dem gleichen Grunde ungemessen blieben.

Darum darf man nur mit grosser Vorsicht aus diesen Zahlen Schlüsse ziehen. Lassen sie nun einen Unterschied zwischen schwarzen und hellen Larven erkennen?

Da es bei den hellen Larven zum Teil (Ex. 31, 32, 34, 35) unsicher ist, ob sie Weisse oder Schecken sind, wollen wir die rezessiven Tiere insgesamt den Dominierenden gegenüberstellen.

Da scheint nun zunächst festzustehen, dass die grössten Kerne und damit auch wohl die grössten Pigmentzellen der Hellen zum Teil dieselbe Grösse erlangen wie die der Schwarzen. Wenigstens ist der Unterschied zwischen den grössten Kernen, welche überhaupt, einerseits bei hellen, andererseits bei schwarzen, gefunden wurden (Tab. VII, Kolumne V: Ex. 9 = 5460 μ^3 und Ex. 28 = 6400 μ^3) verhältnismässig sehr gering; so dass man ihm keine Bedeutung beilegen kann, besonders wenn man beachtet, dass der nächstgrössere Kern von Ex. 28 (Tab. IV, 1, 28 = 4380 μ^3) kleiner ist als der zweitgrösste von Ex. 9 (Tab. VI, 1, 9 = 5210 μ^3).

Nun ist allerdings darauf aufmerksam zu machen, dass nur bei den Tübinger weissen Larven Kerne gefunden wurden, die in der Grösse an die grössten von schwarzen Larven heranreichen, und man könnte vielleicht die Frage erheben, ob etwa die verschiedenen Zuchtbedingungen eine Rolle spielen. Indessen scheint mir kein ernstlicher Grund vorzuliegen, der für diese Annahme spricht.

Man könnte vielleicht auch vermuten, dass die Grösse der Larven eine Rolle spielt, weil die Tübinger Larven (11.2 mm) erheblich grösser sind als die Schwarzen (10.2 mm). Doch können die Grössenunterschiede der Larven in bezug auf die Kerngrösse keine so grosse Rolle spielen; denn dann hätten auch bei den Schecken (Ex. 33 und 34) grössere Kerne gefunden werden müssen, da diese ja fast ebenso gross (11 mm) sind wie die Tübinger Larven. So möchte ich es denn für wahrscheinlich halten, dass bei sämtlichen hellen Larven Kerne vorhanden sind, welche in ihrer Dimension die Dimension der grössten Kerne der schwarzen Larven erreichen, dass sie mir aber wegen der verhältnismässig geringen Zahl von Messungen entgangen sind. Nun fragt es sich

nur noch, ob nicht bei gleicher Variationsbreite die Kerne der Schwarzen im Durchschnitt grösser sind.

Hierüber können uns am sichersten die Durchschnittszahlen Aufschluss geben, denen alle Messungen bei einer Zellart von sämtlichen Tieren einer Rasse zugrunde liegen (Tab. VIII). Es zeigt sich, dass das Kernvolumen von Melanophoren und Xanthophoren bei hellen Larven (Schecken und Weissen) im Durchschnitt (1190 μ^3 und 1680 μ^3) ungefähr $^2/_3$ bezw. $^3/_4$ so gross ist wie bei den Schwarzen (1910 μ^3 und 2260 μ^3). Es ist klar, dass bei solch grossem Unterschied auch die Oberflächen der Kerne und damit die Zellen selbst verschieden gross sein müssen, da ja die Kerne bei beiden Rassen die gleiche, regelmässige Gestalt hatten. So scheinen auch diese Messungen unsere frühere Annahme zu bestätigen, dass die Pigmentzellen der Schwarzen im Durchschnitt grösser sind als bei den Hellen.

Damit kann man aber die Durchschnittswerte, die bei den Weissen allein genommen (1630 μ^3 und 2070 μ^3) gefunden wurden, schlecht in Einklang bringen. Sie stehen so wenig hinter denen der Schwarzen zurück, dass man darauf schwerlich die Annahme eines Rassenunterschiedes gründen könnte.

Trotzdem halte ich diese Annahme für wahrscheinlich, da ja auch die mitgeteilten Beobachtungen über die Grösse der Zellen selber (S. 185) und die Messungen am überlebenden Schwanz für sie sprechen.

Das abweichende Verhalten der weissen Larven wäre dann so zu erklären, dass bei ihnen zufällig verhältnismässig viel grosse Kerne gemessen wurden, die in Anbetracht der geringen Zahl der verwerteten Messungen (31 bezw. 62) den Durchschnittswert unnatürlich gross erscheinen lassen. Durchschnittswerte durch eine grössere, genügende Anzahl von Messungen bei Weissen würden wahrscheinlich nicht grösser sein als die bei den Schecken. Natürlich könnte man auch hier die oben (S. 198) angeführte Hypothese zur Erklärung heranziehen, dass bei den Tübinger Axolotln allgemein die Zellen grösser sind als bei denen der hiesigen Zucht. Wie ich schon sagte, halte ich sie jedoch für unwahrscheinlich. Es sei hier daran erinnert (vgl. S. 186), dass der Schluss von verschiedener Kerngrösse auf verschiedene Zellgrösse nur dann berechtigt ist, wenn das Verhältnis von Kern zu Plasma bei beiden Rassen dasselbe ist. Wenn das nicht der

Fall wäre, könnten allerdings trotz der Verschiedenheit der Korngrösse die Pigmentzellen bei beiden Rassen gleich gross sein. Diese Möglichkeit darf aber ausser acht gelassen werden, solange kein Fall bekannt ist, wo der Quotient $\frac{\text{Kern}}{\text{Plasma}}$ bei nahe verwandten Rassen verschieden gross ist.

Ich habe in diesem Kapitel immer von Pigmentzellen im allgemeinen gesprochen. Das konnte deshalb geschehen, weil das Verhältnis zwischen Melanophoren und Xanthophoren bei Schwarzen und Hellen das gleiche ist. Bei beiden Rassen sind die Xanthophoren etwas grösser als die Melanophoren (vgl. Tab. VII und VIII).

Das Ergebnis der Grössenmessungen lässt sich in folgende Sätze zusammenfassen:

1. Es ist sehr wahrscheinlich, dass die Pigmentzellen bei den hellen Axolotln zum Teil ebenso gross werden, wie die grössten der schwarzen.

2. Es geht aber aus der Gesamtzahl der Messungen mit Wahrscheinlichkeit hervor, dass die Pigmentzellen im Durchschnitt bei den schwarzen Axolotln grösser sind als bei den hellen.

Mit völliger Sicherheit wird man die vorliegende Frage nur auf Grund sehr viel umfangreicherer Messungen beantworten können.

Schluss.

Die wichtigsten Ergebnisse meiner Untersuchungen sind folgende:

1. Die Pigmentzellen sind bei den schwarzen und hellen Axolotllarven verschieden über den Körper verteilt, so dass, auch abgesehen von der Pigmentmenge, eine verschiedenartige Zeichnung bewirkt wird.

2. Es kommen bei jeder Rasse Pigmentzellentypen vor, die der anderen fehlen.

3. Es ist kein Grund zu der Annahme vorhanden, dass die Fähigkeit der Pigmentzellen, Pigment abzuscheiden, bei beiden Rassen verschieden ausgebildet ist.

4. Die Zahl der Pigmentzellen ist bei schwarzen Larven grösser als bei hellen, und zwar betrifft dieser Unterschied die einzelnen Pigmentzellarten in verschiedenem Grade.

5. Es ist wahrscheinlich, dass die Pigmentzellen der schwarzen Larven durchschnittlich grösser sind als die der hellen.

Die wichtigste Frage ist nun die, ob für die vorhandenen Unterschiede verschiedene Ursachen angenommen werden müssen, oder ob sie einheitlich erklärt werden können.

Ebenso wie es mir unmöglich scheint (Kapitel 3), für die verschiedenen Pigmentzellformen verschiedene Faktoren anzunehmen, halte ich es auch für ausgeschlossen, dass etwa die Verteilung der Pigmentzellen, ihre Zahl und Grösse jeweils von selbständigen Anlagen abhängig sind. Die einzig mögliche Erklärung scheint mir die schon im Schluss des 3. Kapitels angedeutete zu sein, dass der partielle Albinismus der Axolotl auf einer Entwicklungshemmung beruht, welche die Wachstums- und Teilungsgeschwindigkeit der Pigmentzellen verlangsamt, so dass die durchschnittliche Grösse und die Zahl der Zellen geringer bleibt als bei den Schwarzen. Dass dann zwischen den beiden Rassen auch Verschiedenheiten betreffs der Pigmentzellenform auftreten müssen, habe ich oben (S. 170) eingehend besprochen.

Es muss noch der Unterschied in der Zeichnung erklärt werden. Von der obigen Ansicht ausgehend möchte ich vermuten, dass die Stellen, die bei den hellen Larven stark pigmentiert sind, also hauptsächlich der Mittelfleck und die distinkten Flecke, die eigentlichen Herde oder Ausgangszentren für die Pigmentzellbildung darstellen. Bei den schwarzen Tieren bilden nun die Pigmentzellen infolge ihrer grossen Wachstums- und Teilungsgeschwindigkeit in dem untersuchten Stadium schon eine im ganzen Tier fast lückenlose Schicht unter der Coriumanlage, so dass die ursprünglichen Herde der Pigmentzellbildung nicht mehr deutlich hervortreten; dagegen sind sie bei den hellen Larven noch kenntlich, da die Pigmentzellen sich hier ja langsamer vermehren und darum nur die nähere Umgebung der ersten Bildungsstätten erfüllen.

Um zu entscheiden, ob die Entwicklungshemmung nur das Wachstum und die Teilungsgeschwindigkeit der Pigmentzellen betrifft, oder ob sie sich in allgemeinerer Weise äussert, sind besondere Untersuchungen nötig. Da die Fähigkeit, Pigmentkörner zu bilden, den Pigmentzellen beider Rassen in gleichem Maße eigen zu sein scheint, muss man vorläufig annehmen, dass die Entwicklungshemmung jedenfalls nicht ganz allgemeiner Natur

ist, sondern nur bestimmte Lebensäusserungen des Plasmas, und zwar in erster Linie die Teilungs- und Wachstumsenergie speziell der Pigmentzellen, betrifft.

Es würde sich also beim Unterschied zwischen hellen und dunklen Axolotllarven wesentlich um eine Verschiedenheit entwicklungsmechanischer Natur handeln, die nur insofern als eine chemisch-physiologische angesehen werden kann, als ja in letzter Linie auch der spezifische Teilungsrhythmus im Chemismus des Artplasmas begründet ist.

Literaturverzeichnis.

Bateson: Mendel's Principles of Heredity. Cambridge, Univ. Press., 1909.

Baur, E.: Einführung in die experimentelle Vererbungslehre. Berlin 1911.

Boveri, Th.: Über die Abhängigkeit der Kerngrösse und der Zellenzahl der Seeigel-Larven von der Chromosomenzahl der Ausgangszellen. Zellenstudien, H. 5. Jena 1905.

Carrière, J.: Die postembryonale Entwicklung der Epidermis des Siredon pisciformis. Arch. f. mikr. Anat., Bd. 24.

Ehrmann: Das melanotische Pigment usw. Bibliotheca medica D II, H. 6, 1896.

Ecker-Gaupp: Die Anatomie des Frosches. 2. Auflage. Braunschweig 1896—1904.

Éternod und Robert: Les chromatocytes. Anatomie, Physiologie. Verh. Anat. Ges. 22. Vers., 1908.

Flemming, W.: Über die Teilung von Pigmentzellen und Capillarwandzellen. Arch. f. mikr. Anat., 35. Bd., S. 275.

Golovine, E.: Etudes sur les cellules pigmentaires des Vertébrés. Ann. Inst. Pasteur, 21. Annee 1907, T. 21.

Haecker: a) Über Mendelsche Vererbung bei Axolotln. Zool. Anz., 31. 1907.

Derselbe: b) Über Axolotlkreuzungen. II. Mitteilung. Verh. Deutsch. Zool. Ges., 1908.

Derselbe: c) Allgemeine Vererbungslehre. 2. Auflage. Braunschweig 1912.

Derselbe: d) Untersuchungen über Elementareigenschaften. Verh. Deutsch. Zool. Ges., 1912.

Derselbe: e) Untersuchungen über Elementareigenschaften I. Zeitschr. f. Ind. Abst. u. Vererb., 1912, Bd. VIII, H. 3.

Hertwig, R.: Über Korrelation von Zell- und Kerngrösse und ihre Bedeutung für die geschlechtliche Differenzierung und die Teilung der Zelle. Biol. Zentralbl., 23, 1903.

Derselbe: Über neue Probleme der Zellenlehre. Arch. f. Zellforsch., Bd. I. 1908.

Meirowsky, E.: Über den Ursprung des melanotischen Pigments der Haut und des Auges. Leipzig 1908.

Ogneff, J. F.: Über die Veränderungen in den Chromatophoren bei Axolotln und Goldfischen bei dauernder Lichtentbehrung und Hungern. Anat. Anz., Bd. 32.

Paulicki: Über die Haut des Axolotls. Arch. f. mikr. Anat., Bd. 24.

Plate: Vererbungslehre und Deszendenztheorie. Festschr. z. 60. Geburtst. R. Hertwigs, Bd. II, 1910.

Schapitz: Die Urgeschlechtszellen von Amblystoma. Arch. f. mikr. Anat., Bd. 79, 1912.

Schuberg: Untersuchungen über Zellverbindungen. Zeitschr. f. wiss. Zool., 74, 1903.

Derselbe: Beiträge zur vergleichenden Anatomie und zur Entwicklungsgeschichte der Lederhaut der Amphibien. Zeitschr. f. wiss. Zool., Bd. 90, 1908.

Mit Genehmigung der philosophischen Fakultät wird von der eingereichten Arbeit nur der Text mit 5 Textfiguren als Dissertation gedruckt. Die vollständige Abhandlung mit 3 Tafeln erscheint im Archiv für mikroskopische Anatomie, Bd. LXXXII.

Lebenslauf.

Geboren bin ich, Fritz Pernitzsch, in Delitzsch am 10. Oktober 1890 als Sohn des Drogisten Max Pernitzsch und seiner Ehefrau Berta, geb. Förster. Ich besuchte die Realschule in Delitzsch bis Ostern 1902, danach die Kgl. Landesschule Pforta, welche ich Ostern 1908 mit dem Reifezeugnis verliess. Um Naturwissenschaften zu studieren, bezog ich die Universitäten Leipzig und Halle.